Die Abhängigkeit der Darmgestalt bei der Raubkäferfamilie der Carabiden von phylogenetischen und ökologischen Faktoren

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung des Doktorgrades

genehmigt von der

Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der

Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Heinz-Hermann Reichenbach-Klinke
aus Fürstenwalde/Spree

Tag der Promotion: 30. 11. 1938.

Tag der mündlichen Prüfung: 18. 5. 1938.

1938

Druckerei und Verlag wissenschaftlicher Werke Konrad Triltsch, Würzburg-Aumühle

N 72

Referenten: Dr. Boettger.

Professor Dr. Seidel.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Meinen lieben Eltern in Dankbarkeit

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41543925_0017

Inhalt.

I. Vorwort 1

II. Material und Untersuchungsmethoden 3

III. Die Nahrung der Carabiden 6

1. Überwiegend fleischfressende Carabiden 6
a) Ursprüngliche Formen mit Fleischnahrung 6
b) Aasfresser 7
c) Hochentwickelte Tagräuber 7
d) Spezialisten 7
aa) Schneckenspezialisten 7
bb) Raupen- und Amphipodenspezialisten 8

2. Übergangsformen zu den Pflanzenfressern 9

3. Überwiegend pflanzenfressende Carabiden 9
a) Vorliebe für pflanzliche Nahrung 9
b) Überwiegend phytophage Arten 10
c) Reine Pflanzenfresser 10

IV. Die Nahrungsaufnahme 11

1. Aufnahme größerer Nahrungsteile..... 11

2. Verschiedene Stufen der extraintestinalen Verdauung 11
a) Noch nicht nachweisbare extraintestinale Verdauung 11
b) „Vorstufen" zur extraintestinalen Verdauung..... 12
c) Die vollkommene extraintestinale Verdauung (hochstehende Räuber) 13

V. Morphologie des Darmkanals 15

1. Mundwerkzeuge, Mundhöhle und Pharynx 16

2. Ösophagus mit Kropf 17

3. Proventrikel 18
a) Allgemeine Übersicht 18
b) Der ursprüngliche Typ (einige Fleischfresser) 21
c) Der rückgebildete Proventrikel (Pflanzenfresser) 22
d) Der spezialisierte Proventrikel..... 23
aa) Differenzierung der Hauptleisten 23

1. Einheitlicher Proventrikel ohne eine Verstärkung der Leistenränder (Harpalinen und einige Carabinen) ... 23
2. Sonderrung des Proventrikels in zwei Teilabschnitte und Verstärkung der Leistenränder (Notiophilinen und Nebriinen) ... 27
bb) Differenzierung der Nebenleisten (Cicindelen) ... 32
e) Zusammenfassung ... 34
4. Cardia ... 35
5. Charakteristik und Histologie des Mitteldarms ... 36
6. Verschiedene Mitteldarmtypen ... 38
7. Der Umfang des Mitteldarms ... 40
8. Valvula pylorica und Vasa Malpighi ... 43
9. Pylorus und Dünndarm ... 45
10. Rectum ... 47
11. Pygidialdrüsen ... 51

VI. Physiologie des Darmkanals ... 52
1. Die Aufgaben des Vorderdarms ... 52
a) Verdauungsvorgänge im Pharynx ... 52
b) Die Tätigkeit des Kropfes ... 52
c) Die physiologischen Bedingungen für die morphologisch verschiedene Ausbildung des Proventrikels ... 53
aa) Ursprüngliche Funktion des Proventrikels ... 53
bb) Bedeutung des reduzierten Proventrikels ... 53
cc) Bedeutung des spezialisierten Proventrikels ... 54
dd) Die dem Proventrikels bei allen Carabiden zufallende Rolle während des Verdauungsvorganges ... 55
2. Physiologie des Mitteldarms ... 56
a) Allgemeine Bemerkungen über Anpassung an nährstoffärmere Nahrung ... 56
b) Fütterungsversuche zur Klärung der Sekretion und Resorption ... 57
aa) Sekretion ... 57
1. Sekretabscheidung und Regeneration ... 57
2. Plasmavorgänge während der Sekretion ... 59
3. Welche Fermente werden abgeschieden? ... 59
bb) Resorption ... 60
c) Beziehungen der Morphologie zu den physiologischen Vorgängen ... 60
aa) Variieren der Kryptenlänge ... 60
bb) Verschiedene Größe der Mitteldarmsäcke ... 61
cc) Verschiedene Mitteldarmtypen ... 61
d) Unterschiede im Verhältnis der Verdauungsphasen ... 62

3. Die Funktion der Malpighischen Gefäße.. 63
4. Sekretion und Resorption im gesamten Enddarm 64
a) Die Verdauungstätigkeit im Dünndarm 64
b) Die Funktion der Rectalpapillen 66
c) Beobachtungen am Analdarm 67

VII. Zusammenfassung 68

VIII. Schema der verschiedenen Nahrung der Carabiden und der Entwicklung der einzelnen Darmabschnitte 71

IX. Tabellen 73
1. Die relativen Darmlängen einiger Carabinen mit deutlich unterschiedenem Pro- und Metamesenteron..... 73
2. Die relativen Darmlängen einiger Carabiden mit morphologisch einheitlichem Mitteldarm 75
3. Ein Vergleich der relativen Darmlängen von Carabiden und anderen Coleopteren 77

X. Literaturverzeichnis 79

XI. Verzeichnis der Abbildungen 83

I. Vorwort.

Während über die äußere Anatomie der Insekten bereits eine große Zahl ausführlicher, von den verschiedensten Gesichtspunkten ausgehender Untersuchungen angestellt worden sind, besitzt man über die inneren Organe doch noch recht lückenhafte Kenntnisse. Allein schon aus dieser Erwägung heraus erscheint es angebracht, einmal etwas näher auf dieses selten behandelte Gebiet einzugehen.

Als Material für die folgende Arbeit wurde die Insektenfamilie der Carabiden ausgewählt, da diese nicht nur durch ihren Artenreichtum sondern auch eine gewisse wirtschaftliche Bedeutung hervortritt. Es sei hier nur erinnert an die Schädlingsvertilger wie *Calosoma* und *Carabus*, den Getreidelaufkäfer, (*Zabrus tenebrioides* GOEZE) und die winzigen, den Borkenkäfern nachstellenden Dromiinen, über deren Tätigkeit wir allerdings noch wenig unterrichtet sind.

Die auffallende Tatsache, daß sich somit unter den Carabiden sowohl Pflanzenschädlinge wie Carnivore finden, hat schon viele Forscher veranlaßt, dieser offenbar divergenten Entwicklung nachzugehen.

Gerade die vergleichende Betrachtung des Darmkanals kann nun am eindeutigsten die verschiedenen Einflüsse der Nahrung widerspiegeln, weil ja die Darmwand von allen Körperorganen am direktesten mit ihr in Berührung kommt.

Wie schon lange bekannt, stellt die ganze Familie der Carabiden eine typisch adephage Käfergruppe dar, von der sich einzelne Arten zu ausgesprochenen Pflanzenfressern entwickelt haben (*Zabrus, Amara, Harpalus*). Daß früher alle Formen Fleischfresser waren, steht wohl außer allem Zweifel — es sei nur auf die Mandibelgestalt (besonders bei *Cicindela, Broscus* und *Anthia*) hingewiesen, ferner den dehnbaren Kropf, den gut ausgebildeten Proventrikel und die außerordentlich langen Blindschläuche des Mitteldarms —. Vergleicht man vollends die Gestalt der Zotten und das Verhältnis von Mittel- und Enddarm zueinander bei den Carabiden einerseits und typischen Pflanzenfressern wie den hochspezialisierten Lamellicorniern andrer-

seits, so verlieren auch die letzten Einwände gegen diese Theorie ihre Überzeugungskraft. Aus der Tabelle 3 ist dies ganz einwandfrei festzustellen.

Das Ziel der Arbeit ist, die Verdauungsorgane der Carabiden unter einem einheitlichen Gesichtspunkt zu betrachten. Es wird dabei zu untersuchen sein, inwieweit sich die Darmgestalt der spezialisierten Arten infolge ihrer Nahrungsumstellung gegenüber der der übrigen Carabiden verändert hat. Gleichzeitig soll versucht werden, die morphologischen Eigentümlichkeiten auf die physiologischen Abweichungen zurückzuführen.

L. WEBER (1916) glaubte, hier bereits Zusammenhänge gefunden zu haben, als er die Darmlängen von *Cicindela campestris* L., und *Harpalus aeneus* F., einem fast rein phytophagen Harpalinen, verglich: sie verhielten sich wie 1,3 : 2,45. Es läßt sich diese Beziehung jedoch nicht verwerten, da einmal nur zwei weibliche Exemplare untersucht, und ferner nur die Gesamtlängen angegeben werden. Hierin ist aber eine zu große Fehlerquelle enthalten, da vor allem das Kropfvolumen stark variiert ($^1/_5$ bis $^9/_{10}$ der Körperlänge).

Die früher angestellten Untersuchungen genügen nicht, um die Zusammenhänge zwischen ökologischen und phylogenetischen Faktoren einerseits und dem Darmkanal andrerseits aufzudecken. S. GORKA (1901) z. B. kommt in seiner Arbeit zu dem wenig befriedigenden Ergebnis, der Verdauungstraktus von adephagen Käfern (Carabiden) übertreffe den Körper in seiner Erstreckung um das 1,7- bis 3,2fache.

Wohl ist man durch die Beobachtungen von DEEGENER (1900—1913), SEDLACZEK (1902), VANGEL (1896), MINGAZZINI (1889), RENGEL (1898) und RUNGIUS (1911) über die anatomischen Verhältnisse bei Dytisciden, Hydrophiliden, Ipiden und Lamellicorniern unterrichtet, auch haben die Untersuchungen von HEYMONS, v. LENGERKEN und BAYER (1926—1938) sehr viel zur Kenntnis der Silphinen, insbesondere ihrer Biologie und verschiedenen Nahrung mit ihren Einflüssen beigetragen, doch sind die Laufkäfer so gut wie garnicht behandelt. Wie nötig daher eine Bearbeitung der Carabiden ist, ergibt sich beispielsweise aus den Feststellungen WERNERs (1894), der in einigen Fällen den Zusammenhang zwischen Nahrung und Darmlänge merkwürdig abweichend fand. Es zeigte sich, daß Orthopteren mit gedrungenem Abdomen, auch wenn sie Fleischfresser sind, einen längeren Darm haben als solche mit schlankem, auch wenn diese Pflanzenkost zu sich nehmen.

II. Material und Untersuchungsmethoden.

Als Untersuchungsmaterial dienten 43 verschiedene Carabidenarten (s. u.). Dabei wurden stets nur frische, kurz vorher getötete, Objekte verwandt; Alkoholmaterial erwies sich als zu ungleichmäßig fixiert, auch war der Mitteldarm meist völlig zerfallen. Lediglich bei *Anthia cinctipennis* Boh. mußte notgedrungen Alkoholmaterial verwertet werden; es konnte in diesem Fall ausnahmsweise so vorgegangen werden, da bei diesen großen Arten infolge guter Fixierung der Darmtraktus einwandfrei erhalten war. Zum Vergleich mit anderen Arten zog ich jedoch nur die chitinigen Darmgewebe heran, um nicht durch eventuelle Schrumpfungen die Sicherheit der Ergebnisse einzuschränken.

Alle restlichen Formen kamen frisch getötet zur Verwendung. Den chloroformierten Tieren wurde der Darm sofort in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert, um auch hier wieder die zu den Resultaten benötigten Meßwerte nicht durch Gewebeveränderungen zu beeinträchtigen. Darauf mußte sogleich in das Fixationsmittel überführt werden.

Die Fixierung erfolgte in CARNOYs Gemisch und dauerte je nach der Größe des Objekts 10 bis 20 Minuten. Die Ergebnisse damit waren außerordentlich günstig.

Die Schnittdecke der histologischen Präparate betrug 10 μ für den Mitteldarm, bis zu 15 μ für den Proventrikel und teilweise 5 μ für das Rectum.

Zur Färbung benutzte ich fast ausschließlich Alaun-Hämatoxylin, verbunden mit einem Pikrinsäure-Säurefuchsin-Gemisch (van GIESON), zur Nachdifferenzierung, denn hiermit lassen sich die besten Ergebnisse erzielen. Nur Alaun-Hämatoxylin mußte bei Kongorotfütterung angewandt werden, um die Kontrastwirkung hervorzuheben. Für einige Gewebe erwies sich Hämatoxylin nach DELAFIELD als das Günstigste. Die bei den Untersuchungen der Rectalpapillen notwendigen Chitinfärbungen traten am besten durch Behandlung mit Pyrogallussäure in absolutem Alkohol in Erscheinung.

Die Untersuchungen erfassen 43 Vertreter aus den verschiedenen Gruppen der Carabiden einschl. der Cicindeliden. Systematisch sind letztere allerdings eine Zeitlang abgetrennt gewesen, jetzt jedoch wieder mit ihnen vereint, wobei man annehmen muß, daß sie mit den übrigen Gruppen der Familie auf einen gemeinsamen Urtypus zurückzuführen sind, welcher Ansicht auch HORN beipflichtet.

An die Wurzel des Carabidenstammes muß man fleischfressende Formen von primitivem Bau stellen. Als sehr ursprünglich wird die Gruppe der Anthiinen angesehen, von denen die in sich hochentwickelte *Anthia cinctipennis* Boh. untersucht wurde. Unter den noch mit einer Putzscharte versehenen einheimischen Harpalinen finden wir die primitivsten Vertreter unter kleinen Harpalinen. Höherspezialisierte Endglieder von divergierenden Reihen stellen die *Cychrus*-, *Calosoma*- und *Carabus*-Arten, die Nebriinen, Pterostichinen und Zabrinen dar. Eine Mittelstellung zwischen den beiden letzten Gruppen nehmen wahrscheinlich einige Lebiinen und die Notiophilinen ein. Etwas abweichend haben sich die Broscinen und besonders die

Omophroninen ausgebildet, welch letztere von vielen Forschern als Bindeglied zu den Dytisciden angesehen werden. Ihre Untersuchung verspricht deshalb interessante Aufschlüsse. An einigen weiteren Punkten lassen sich die Dytisciden ebenfalls anschließen, werden sie doch meist als ins Wasser gegangene Carabinen angesprochen.

In der Nomenclatur wurde REITTERs Fauna germanica incl. des Nachtrags von A. HORION (1936) gefolgt.

Die Beobachtungen werden ergänzt durch schon vorliegende Einzelarbeiten, deren Besprechung sich den einzelnen Abschnitten eingliedert. Bei diesen meist nur fragmentarischen Untersuchungen handelt es sich um folgende Arten:

1. *Sphaeroderus nitidicollis* CHEVR., Cychrin. (Morph. SCHAEFER, [1931].
2. *Calosoma sycophanta* L. (BESS [1935], Biol. von ESCHERICH [1923]).
3. *Carabus auratus* L. (Biol. v. LENGERKEN [1921]),
4. *Nebria complanata* L. (Morph. BUGNION [1930]).
5. *Graphipterus serrator* FORSKAL, Cymindin. (BUGNION [1933]).
6. *Harpalus pennsylvanicus* DEJ. (Morph. WHITTINGTON [1935]).

Dazu wurden hier die untenstehenden 43 Carabiden untersucht. Nach Möglichkeit ist jeder Tribus berücksichtigt. Zusammen mit diesen 6 Formen werden sie eine Vorstellung über die Verschiedenartigkeit der Nahrungsabwandlungen und der Nahrungsverarbeitung bei dieser Käfergruppe geben können, die für die einheimischen Spezies einigermaßen vollständig ist.

1. Unterfamilie Anthiinae

   Tribus Anthiini

   1. *Anthia cinctipennis* BOH.

2. Unterfamilie Cicindelinae

   2. *Cicindela hybrida* L.

3. Unterfamilie Omophroninae

   3. *Omophron limbatum* F.

4. Unterfamilie Carabinae

   Tribus Carabini

   4. *Calosoma inquisitor* L.
   5. *Carabus auratus* L.
   6. *Carabus hortensis* L.
   7. *Carabus silvestris* Panz.
   8. *Carabus granulatus* L.
   9. *Carabus cancellatus* Illig.
   10. *Carabus violaceus* L.
   11. *Carabus (Procrustes) coriaceus* L.

   Tribus Nebriini

   12. *Nebria brevicollis* F.
   13. *Leistus ferrugineus* L.

   Tribus Notiophilini

   14. *Notophilus biguttatus* F.

5. Unterfamilie Harpalinae

Tribus Elaphrini

15. *Elaphrus cupreus* DFTSCHM.

Tribus Scaritini

16. *Clivina fossor* L.

Tribus Broscini

17. *Broscus cephalotes* L.

Tribus Bembidiini

18. *Bembidium lampros* HBST.

Tribus Pterostichini

19. *Pterostichus niger* SCHALL.
20. *Pterostichus vulgaris* L.
21. *Pterostichus melas* CREUTZ.
22. *Pterostichus oblongopunctatus* F.
23. *Poecilus punctulatus* F.
24. *Poecilus lepidus* LESKE.
25. *Poecilus coerulescens* L.
26. *Calathus fuscipes* GOEZE.
27. *Calathus erratus* SAHLB.
28. *Calathus melanocephalus* L.
29. *Agonum sexpunctatum* L.

Tribus Amarini

30. *Amara eurynota* PANZ.
31. *Amara plebeja* GYLL.
32. *Amara fulva* DEGEER.
33. *Amara aulica* PANZ.
34. *Amara similata* GYLL.
35. *Amara ingenua* DFTSCHM.

Tribus Zabrini

36. *Zabrus tenebrioides* GOEZE.

Tribus Harpalini

37. *Harpalus rufipes* DEG. (*Pseudophonus pubescens* MUELL.)
38. *Harpalus aeneus* F.
39. *Harpalus latus* L.
40. *Harpalus tardus* PANZ.
41. *Harpalus anxius* DFTSCHM.
42. *Stenolophus teutonus* SCHRK.

Tribus Lebiini

43. *Demetrias atricapillus* L.

Die Anregung zu der Arbeit gab mein verehrter Lehrer, Herr Dr. BOETTGER; er stand mir stets mit Rat und Tat zur Seite und half mir über manche Schwierigkeit hinweg. Ihm möchte ich in erster Linie den allerherzlichsten Dank aussprechen. Ferner bin ich den Herren Prof. Dr. KUNTZEN und Dr. HORN zu großem Dank verpflichtet für die stets bereitwillige Hilfe bei der Materialbeschaffung, sowie auch den Herren Prof. Dr. DEEGENER und Prof. Dr. SEIDEL für manchen wertvollen Hinweis und die freundliche Überlassung des Arbeitsplatzes im Zoologischen Institut Berlin.

III. Die Nahrung der Carabiden.

Dem Studium der Einwirkung von Phylogenie und Ökologie auf die Darmgestalt sei zunächst eine Übersicht zugrunde gelegt, die nicht nur die mannigfachen Nahrungsarten sondern auch die verschiedene Weise der Nahrungsaufnahme zeigt.

1. Überwiegend fleischfressende Carabiden.

a) Ursprüngliche Formen mit Fleischnahrung.

Im allgemeinen sind die Carabiden Fleischfresser, die wenigen, phytophagen Arten werden als Ausnahmen angesehen, wenn auch Übergänge die beiden Gruppen verbinden. Unter den Carnivoren findet man denn auch recht ursprüngliche Spezies wie besonders die Anthiinen, die einem primitiven Seitenzweig der Carabiden angehören. Ihre Mandibeln, die eine sichelartige Form aufweisen, sind untrügliche Kennzeichen einer räuberischen Lebensweise.

Die mitteleuropäischen Formen sind dagegen durchweg weiter entwickelt. Bei den meisten sind auch die Mandibeln nicht derart spezialisiert, als daß diese Arten nicht ausnahmsweise auch Pflanzenkost zu sich nehmen könnten. Hierher gehört zunächst *Broscus cephalotes* L. Den in ihren Erdlöchern lauernden Tieren fallen vor allem Regenwürmer und Nacktschnecken, aber auch langsamere Insekten zum Opfer. Gehäuseschnecken können sie nicht überwältigen, da ihre Kiefer zu schwach dazu sind.

Von verschiedener vorgelegter Nahrung wählten die Käfer durchaus nicht immer die fleischliche (Regenwürmer, Rindfleisch). Weiche Mohrrüben schienen ihnen beinahe ebenso willkommen zu sein. Pflanzenstoffe von geringerer Härte können also aufgenommen werden, für widerstandsfähigere dürften dagegen die Mandibeln ungeeignet sein.

Unter den räuberischen Harpalinen und Nebriinen lassen dann die mehr spezialisierten *Pterostichus*- und *Poecilus*-Arten sowie *Nebria brevicollis* F. auf eine Weiterentwicklung schließen.

b) Aasfresser.

Die umfangreiche Gattung *Carabus* ist derartig vielseitig, daß wir zumindest zwei verschiedene Entwicklungstendenzen feststellen können: einmal die trägeren, dunkelgefärbten Nachtarten und zweitens die ausgesprochen räuberischen Tagarten. Die Trennung der beiden Gruppen stößt allerdings auf Schwierigkeiten, es finden sich nämlich nicht nur gleitende Übergänge, sondern auch, wie KRUMBIEGEL (1936) zeigt, innerhalb einer Art geographische Rassen mit ganz verschiedener Lebensweise; *Carabus nemoralis* MÜLL. tritt im westlichen Mitteleuropa als flinker Tagräuber, in Ostpreußen dagegen als plumpes Nachttier auf.

Ihrem ganzen Habitus entsprechend trifft man die Aasfresser — wie ja schon der Name sagt — häufig an Tierresten von meist geringerer Größe. Hauptsächlich handelt es sich dabei um zertretene, zerquetschte oder sonstwie geschädigte Schnecken. Jedoch kennt man auch Arten, die lebende Beute nehmen. So besitzt *Carabus coriaceus* L. eine Vorliebe für die relativ leicht zu erjagenden Schnecken.

c) Hochentwickelte Tagräuber.

Die flinken, glänzenden und lichtliebenden *Carabus*-Arten sind im Gegensatz zu den vorigen ganz typische Räuber. Insekten aller Art, Larven wie Imagines, sogar die großen Maikäfer, eigene Artgenossen und selbst die für andere Tiere giftigen Canthariden und Coccinelliden, fallen ihnen zum Opfer. *Carabus auratus* L. macht nicht einmal vor einer ihn an Größe übertreffenden Beute Halt.

Die höchste Entwicklungsstufe in dieser Richtung finden wir bei den Cicindelen. Als sonnenliebende Bewohner von Sandgegenden sind sie fast ausschließlich auf lebhafte Insekten spezialisiert. Blitzschnell fliegend erjagen sie oft ihre Opfer und töten sie mit den dolchförmigen Oberkiefern.

d) Spezialisten.

aa) Schneckenspezialisten.

Als Endglieder von Entwicklungsreihen sind die Spezialisten die denkbar einseitigsten Typen. Unter den Carabiden spielen von ihnen die Schneckenfresser eine hervorragende Rolle.

Bereits bei *Carabus auratus* L. soll es vorkommen, daß Weinbergschnecken seine ausschließliche Nahrung bilden (Ankel, 1916). *Carabus violaceus* L. und *coriaceus* L. dehnen dies auf Landschnecken im allgemeinen aus. Wie schon erwähnt, zeigen beide eine Vorliebe für diese leicht zu erjagende Beute.

Diesen Carabiden stehen dann bei der Überwältigung der Mollusken verschiedene Mittel zur Verfügung. Die weniger spezialisierten *Carabus coriaceus* L. und *lusitanicus* F. **zerknacken noch die Gehäuse** mit ihren scharfen Mandibeln, während *Carabus morbillosus* F. dagegen die Schnecke schon von der **Schalenöffnung** her überwältigt. Das Opfer wehrt sich gegen den Angreifer seinerseits durch vermehrte **Schleimabsonderung**. Meist nützt ihm das jedoch nichts, zumal, wenn der Schleim als Vorspeise verzehrt wird (*Ablattaria laevigata* F. und *Phosphuga atrata* L.). Neben dieser physiologischen Abwehr sind aber bei manchen Formen im Laufe der Stammesgeschichte herausgebildete morphologische Anpassungen wie die **Verengerung der Gehäusemündung** anzutreffen. Dem begegnet wiederum der Käfer durch außerordentlich **verlängerte Mandibeln**, die an der Spitze hakenförmig umgebogen sind. Mit diesen Spezialwaffen und dem Kopf und Thorax vermag er so weit in das Gehäuse einzudringen. Wie BOETTGER (1921) nachweist, wird in einzelnen Gebieten vom normalen *Carabus morbillosus morbillosus* F. zum *Carabus morbillosus riffensis* FAIRM. jene Anpassung eine immer hochgradigere. Bis in die trockensten Landstriche dringt diese Spezies, um zu der eiweißreichen, und somit für sie wertvollen Beute zu gelangen.

Einen noch höheren Grad erreicht die Spezialisierung bei *Cychrus*, dessen Typ auch bei Schneckenfressern andrer Familien (*Ablattaria*) wiederholt wird. Auch hier erscheinen die Mundwerkzeuge, der Kopf und der Thorax gegenüber dem kurzen Abdomen außerordentlich in die Länge gezogen.

(Ein Überwältigen der Mollusken von oben her, durch Anklammern an der Schale, wie es manche Silphinen zu tun pflegen, kommt jedoch bei diesen Carabiden nicht vor.)

bb) Raupen- und Amphipodenspezialisten.

Neben den Schneckenfressern treten noch andre Spezialisten auf. Zunächst wäre *Nebria complanata* L. zu nennen, die ausschließlich Amphipoden der Gattung *Talictrus* jagt.

Calosoma sycophanta L. soll nur Nadelholzraupen und *Calosoma inquisitor* L. nur den Larvenstadien des Frostspanners nachstellen (ESCHERICH [1923]). Ganz sicher läßt sich die Frage nicht ent-

scheiden, zumal *Calosoma sycophanta* L. auch pflanzenfressend beobachtet worden ist (DEPOLI [1912]). Die sonstige Lebensweise deutet aber darauf hin, daß diese Beobachtung durchaus eine Ausnahme darstellt.

2. Übergangsformen zu den Pflanzenfressern.

Wurden die rein pflanzenfressenden Carabiden als Ausnahmen bezeichnet, so muß doch festgehalten werden, daß gelegentliche Pflanzennahrung sehr verbreitet ist. Selbst der räuberische *Carabus auratus* L. geht bisweilen an Pilze, Blütennektar oder faules Obst. Was bei ihm noch eine Seltenheit ist, gilt aber nicht für die aasfressenden Carabiden. Nach eigenen Beobachtungen ist *Carabus violaceus* L. gar nicht selten an den verschiedensten Pilzen anzutreffen, wo er große Stücke herausreißt.

Pterostichus vulgaris L. scheint nach vielen Beobachtern recht häufig Vegetabilien aufzunehmen.

Bei *Calathus fucipes* GOEZE ist infolge der stumpferen Oberkiefer die phytophage Lebensweise häufiger zu finden, als allgemein angenommen wird. Auch *Omophron limbatum* F. liebt es, gelegentlich pflanzliche Stoffe zu verzehren. In dem Kropfinhalt konnte ich neben Arthropodenchitin Reste von Moossporogonen feststellen.

3. Überwiegend pflanzenfressende Carabiden.

a) Vorliebe für pflanzliche Nahrung.

Eine deutliche Vorliebe für pflanzliche Kost zeigt eine Gruppe von kleinen Harpalinen, der z. B. *Bembidium, Harpalus rufipes* DEG. und *Anisodactylus* angehören. Bei diesen pflanzlichen Stoffen handelt es sich meist um keimende Nadelholzsamen und junge Triebe. Bembidiinen scheuen nicht einmal vor gemennigtem Saatgut zurück (ECKSTEIN [1904]). Infolge ihres Auftretens in großen Mengen können diese Arten empfindliche Schäden anrichten.

Die Mandibeln dieser Formen sind durch die breite Basis und die umgebogene Spitze einerseits sowohl imstande, Pflanzenteile intensiv zu bearbeiten, andrerseits aber auch in der Lage, tierische Beute zu bewältigen.

b) Überwiegend phytophage Arten.

Verschiedene *Harpalus*- und *Amara*-Arten (*Harpalus aeneus* F., *tardus* PANZ., *caliginosus* F., *herbiphagus* SAY und *Amara*) sind als überwiegend phytophag zu bezeichnen. Bevorzugt werden Getreide, Umbelliferen, Saatgut und junge Keimlinge, wobei es oft zu nicht unbeträchtlichen Schäden kommt (CZECH, REH [1913]). Auffallend ist, daß diese Formen jedoch auch fleischliche Kost nicht verschmähen.

c) Reine Pflanzenfresser.

Zu ausschließlichen Pflanzenfressern haben sich die Zabrinen entwickelt. Ihre Mundwerkzeuge scheinen für eine carnivore Lebensweise unbrauchbar. Die langsamen und ungeschickten Tiere besitzen die relativ einfachste Art des Nahrungserwerbs. Ihre Einseitigkeit geht soweit, daß sie in Ausnahmefällen wohl noch Möhrenwurzeln benagen, falls ihnen nicht ihre Spezialnahrung, die milchreifen Getreidekörner, zur Verfügung steht, jedoch niemals weiches, fein geriebenes Fleisch anrühren. Und gerade diese Einseitigkeit, die sich auf eine der wertvollsten Nutzpflanzen erstreckt, macht sie so zu diesen gefürchteten landwirtschaftlichen Schädlingen.

IV. Die Nahrungsaufnahme.

Bei den Carabiden stehen sich zweierlei Arten der Nahrungsaufnahme gegenüber, einmal die allgemein bekannte extraintestinale Verdauung, d. h. ein Verdauen vor dem Munde mit Hilfe der produzierten Darmfermente, und zum andern auch noch das Abreißen und Herunterwürgen größerer Speisebrocken. Letzteres findet sich nur bei niedriger stehenden Formen, während die praeorale Verdauung vor allem an Carabiden nachgewiesen werden kann.

1. Die Aufnahme größerer Nahrungsteile.

Von den beiden Arten der Nahrungsaufnahme spielt bei den Carabiden die extraintestinale Verdauung die weitaus auffallendere Rolle. Die Aufnahme fester Speiseteile, d. h. die intestinale Verdauung, ist jedoch ebenfalls weit verbreitet, vor allem bei primitiveren Arten, bei denen eine praeorale Verdauung noch nicht einwandfrei festgestellt worden ist.

An *Broscus cephalotes* L. konnte das Herunterwürgen von beträchtlichen Rindfleischstückchen beobachtet werden, trotzdem hier zweifellos schon Spuren einer extraintestinalen Verdauung auftreten (2 b). Die vielfach festgestellte Anwesenheit von festen Fleischteilen im Kropf von *Pterostichus niger* SCHALL. konnte ich nicht bestätigen.

2. Verschiedene Stufen der extraintestinalen Verdauung.

a) Noch nicht nachweisbare extraintestinale Verdauung.

Während bei allen andern Carabiden vor der Nahrungsaufnahme oder auch bei gewissen Druckreizen Tropfen des braunen Darmferments auftreten, wurde dies bei *Omophron* vermißt, der sich auch sonst von den übrigen Carabiden auffallend unterscheidet.

Nicht nachgewiesen wurde die extraintestinale Verdauung auch bei primitiven Harpalinen, wie *Harpalus, Amara* und *Clivina*. Es zeigte sich, daß *Harpalus* und *Amara* zwar aus dem Munde das Sekret auf ihre Beute ergießen, aber Muskelreste der Beutetiere im Kropf lassen doch darauf schließen, daß die praeorale Verdauung noch keine Rolle spielt.

Auch *Zabrus tenebrioides* GOEZE soll beim Aussaugen des noch milchigen Inhalts der Getreidekörner ein Sekret überfließen lassen. An vorgelegten, weichen Mohrrüben konnte jedoch trotz langandauernden Durchknetens mit den Mandibeln eine Verfärbung nicht festgestellt werden. Letzteres steht im Einklang mit anderen Beobachtungen, nach denen hier sowohl die Abgabe von Darmfermenten als auch die extraintestinale Verdauung entschieden abgestritten wird. Auf Grund der Veränderung des Nahrungsbreis, die sich gegenüber der sonst grasgrünen Tönung am distalen Kropfende als gelblicher Schimmer zu erkennen gibt, kann aber die Anwesenheit von Enzymen in der Ingluvies (Kropf) nicht in Zweifel gezogen werden.

Zur Zeit sind noch Untersuchungen darüber im Gange, ob die Fermentzusammensetzung bei pflanzenfressenden Carabiden sich von der bei Carnivoren unterscheidet (s. u., Abschnitt „Physiologie des Mitteldarms").

b) „Vorstufen" zur extraintestinalen Verdauung.

Bei Nebriinen und kleinen Pterostichinen werden trotz der Abgabe von Darmsäften noch Muskelfasern im Kropf gefunden, was gegen die Annahme einer praeoralen Verdauung spricht.

Die höchststehenden Glieder der Harpalinen zeigen dagegen schon gewisse Ähnlichkeit mit den Carabinen. Es wird viel Sekret ausgespien, die Nahrung verfärbt sich daraufhin, erweicht und kann eingeschlürft werden *(Broscus cephalotes* L., *Pterostichus niger* SCHALL.) Beobachtungen JORDANS (1913), wonach *Pterostichus niger* SCHALL. kein Ferment von sich gibt, und Rindfleisch nur zerbeißt, konnten demnach nur betreffs des letzten Punktes bestätigt werden. So konnte ich feststellen, daß die Nahrungszersetzung außerhalb des Mundes zwar unvollständig ist, aber in keinem Fall das Abgeben der Sekrettropfen unterblieb. Sicher kann man hierin eine „Vorstufe" zur eigentlichen extraintestinalen Verdauung erblicken.

c) Die vollkommene extraintestinale Verdauung (hochstehende Räuber)

Eine wirkliche extraintestinale Verdauung haben die Carabinen ausgebildet. Bei der Nahrungsaufnahme schleppen die Tiere zunächst die Beute an einen sicheren Ort, wo dann der eigentliche Freßvorgang beginnt. Dabei arbeiten die Mundwerkzeuge stets abwechselnd, d. h. wenn die Mandibeln sich schließen, öffnen sich alternierend die Maxillen und umgekehrt; beide zerwalken einen Fleischzipfel gründlichst, schneiden ihn aber nicht ab. Durch das allmähliche Vorrücken der Mundwerkzeuge verkleinert sich nun dieser Zipfel mehr und mehr, bis die Kiefer sich davon lösen, worauf derselbe Vorgang an einem weiter entfernten Ende von neuem einsetzt. Offenbar handelt es sich hier um ein Auspressen des Nährsafts. Gleichzeitig damit ergießt sich das Verdauungssekret von Mittel- und Enddarm über die bearbeitete Stelle. Die Flüssigkeit fließt in einer Rinne des Labium-Stipes entlang und gelangt so sicher an den gewünschten Ort. Unter dem Einfluß des Enzyms verwandelt sich das Fleisch in einen braunen Brei, der bequem eingeschlürft werden kann. Das Erbrechen des Saftes erfolgt nur einmal, und zwar vor jeder Mahlzeit. Als Sinnesorgan wirken bei dem ganzen Vorgang besondere Differenzierungen der verschiedenen Mundteile mit, so der Palpus maxillaris und Lobus externus als Schmeck- und Riechzentren, der reduzierte Lobus internus wohl sicher als Tastzentrum. Die Wirkung der Verdauungsflüssigkeit ist derart intensiv, daß Muskelsubstanz, an der ein *Carabus auratus* L. eine halbe Stunde gefressen hatte, bereits nach zwei Stunden in eine körnige Masse aufgelöst war (JORDAN, 1910). Daneben zeigen sich auch toxische Wirkungen, was sich darin äußert, daß kleinere Beutetiere sofort gelähmt werden. Daher kann man die Ansicht KRUMBIEGELs billigen, der wie folgt schreibt: „Eine derartige physiologische Ausstattung kann zu einem gewissen Grade eine morphologische Waffe ersetzen."

Die gleichen Erscheinungen treten bei der Ernährung von *Carabus coriaceus* L., *cancellatus* ILLIG., *hortensis* L., *granulatus* L., *violaceus* L., *intricatus* L. und der Larve von *Calosoma sycophanta* L. auf. Bei dem Verzehren der Raupen erbricht unter gleichzeitiger Mandibeltätigkeit auch die Imago von *Calosoma sycophanta* L. das braune Sekret. Wir gehen deshalb nicht fehl, für sie und die Cychrinen ebenfalls eine extraintestinale Veraduung anzunehmen.

Fast genau so verhalten sich die Cicindelen, die aber mit größerer Schnelligkeit zu Werke gehen. Auch sie zerkauen die Beute erst an sicherer Stelle, wobei die Oberkiefer den Maxillen einzelne Brocken zum Zerkleinern zuführen. Gleichzeitig soll das Sekret ausgespritzt werden.

V. Morphologie des Darmkanals.

Bei der vorliegenden Arbeit wurde der Hauptwert auf die nähere Untersuchung der Morphologie des Darmkanals gelegt, gleichzeitig versucht, Beziehungen zur Phylogenie und Ökologie aufzuzeigen. Daneben liefert dieser Abschnitt weitere Ergänzungen zur Anatomie des Verdauungstraktus' der Käfer.

Die oben beschriebene Mannigfaltigkeit der Nahrung spiegelt sich deutlich wider in der außerordentlichen Verschiedenartigkeit der einzelnen Verdauungsorgane. Dabei ist wohl in keiner Familie der Käfer noch einmal eine derartige Differenzierung erreicht, wie sie den Carabiden eigen ist.

Die grobe Gliederung in **Vorder-, Mittel- und Enddarm** ist zwar bei allen Coleopteren gleich, aber schon der an den **Pharynx** anschließende **Ösophagus** mit dem erweiterten **Kropfabschnitt** tritt bei manchen typischen Pflanzenfressern wie den Lamellicorniern kaum als solcher in Erscheinung. Der **Kaumagen** (Proventrikel) vollends tritt nur bei Fleisch- und Holzfressern auf. — — Der anschließende **Mitteldarm** ist jederseits von zwei sogen. Valvulae begrenzt, d. h. Wulstpartien, die hauptsächlich als Abschlußorgane dienen. Die Spezialisierung dieses Mitteldarms hat bei den Carabiden einen sehr hohen Grad erreicht; lediglich bei den Ipiden wird noch einmal eine ähnliche Unterteilung angetroffen. Auch die langen Mitteldärme der Laufkäfer stehen in auffallendem Gegensatze zu der „wärzchenförmigen" Außenfläche dieses Darmabschnitts, die für Hydrophiliden, Tenebroiniden und Lamellicornier kennzeichnend ist. — — Der letzte Teil des Verdauungskanals, der **Enddarm**, ist gegliedert in Valvula pylorica, einen erweiterten Dünndarmteil, den eigentlichen Pylorus, den sechsgefalteten Dünndarmteil, die Valvula rectalis, das Rectum und den tief gefalteten, abschließenden Analdarm. Die **Pygidialdrüsen** seien nur anhangsweise behandelt, denn auf Grund ihrer Mündungen beiderseits neben dem After sind sie nicht mehr zum eigentlichen Verdauungstraktus zu rechnen.

Die **Histologie des Darmkanals** zeigt bei den Carabiden ähnliche Verhältnisse, wie sie an *Dytiscus* beschrieben sind. Es folgt nämlich

auch hier auf die durchweg quergestreifte Ring- und Längsmuskulatur die größtenteils von Tracheen umkleidet ist, eine Basalmembran, der erst das Epithel aufsitzt. Die darüber liegende farblose Chitinschicht von Vorder- und Enddarm zeigt an den vorspringenden Stellen von Pharynx, Proventrikel und Valvula pylorica außer den allgemein anzutreffenden Borsten zum Darminnern hin eine dunkle Tönung.

Auf die weiteren Einzelheiten sei nun in den folgenden Ausführungen näher eingegangen.

1. Die Mundwerkzeuge, Mundhöhle und Pharynx.

Als Organe stärkster funktioneller Anpassung lassen die Mundwerkzeuge Beziehungen zur Art der Ernährung erkennen. Bezüglich der **Mandibeln** ist bereits im vorigen Abschnitt das Wichtigste erwähnt, vor allem die Ausbildung der säbelförmigen Waffen der Carnivoren im Gegensatz zu den stumpfen Scheren der Vegetarier. Die übrigen Mundwerkzeuge zeigen keine so großen Unterschiede vgl. PAULY [1915]). Die **Oberlippe** von räuberischen Carabiden besitzt eine Einkerbung, die dem schwerfälligen Aasfresser fehlt (KRUMGIEBEL [1936]). Besonders tief gebuchtet ist sie bei dem schneckenfressenden *Cychrus*. Die Oberlippe kommt nun infolge ihrer innigen Verwachsung mit dem Pharynxdach in sehr enge Berührung mit der Nahrung. Hierauf ist zweifellos die hervorragende Ausstattung mit Sinnesorganen zurückzuführen. Als solche treten auf den beiden Lippenwülsten die allgemein bekannten Organe mit gelenkigen Chitinhaaren, aber auch in den seitlichen, teilweise überdeckten Gruben Poren auf, deren Gestalt an gleich gebaute Organe bei *Dytiscus* erinnert. Diese Poren stehen ebenfalls besonders zahlreich längs des **Schlundbügels**, einer bogenartigen Chitinverdickung, welche die anschließende Mundhöhle ventral umfaßt, sowie jederseits am Gaumenrand. Dieser Schlundbügel („Arc pharyngé" von BUGNION [1930]) ist beweglich befestigt an den beiden lateralen Oberlippenausläufern. Nach den Untersuchungen fehlt er keinem Carabiden. Nach hinten zu umgreift er einen dorsalen wulstigen **Gaumen**, der eine, von der allgemein beborsteten Darminnenfläche abweichende, glatte Chitinschicht trägt. Unter der letzteren fällt das hochzylindrische Epithel durch besondere Kernhäufung auf. Eine intensive Quetschtätigkeit des genannten Gaumenwulstes erscheint ermöglicht

durch die zwischen den Bändern und Schlundspangen ausgespannten Muskeln (*Zabrus, Poecilus lepidus* LESKE).

Speicheldrüsen mit ventraler Mündung fehlen nach eingehender Beobachtung sämtlichen Carabiden (BIEDERMANN [1921]).

An jene eigentliche Mundhöhle schließt sich der muskulöse, stark gefaltete **Pharynx** an. Seine Intima ist dicht beborstet und zeigt eine auffallend kräftige Entwicklung der unteren farblosen Schicht.

2. Ösophagus und Kropf.

Der **Ösophagus** besitzt nicht nur eine verhältnismäßig geringe Muskulatur (einen Bruchteil von der des Pharynx), sondern auch eine sehr dünne Intima. Die Chitinborsten sind oft spärlich aber überall vorhanden. An Querschnitten zeigt sich der Unterschied sehr deutlich: hier der englumige, dickwandige Pharynx, dort der geräumige, außerordentlich dünnwandige Ösophagus. Schon makroskopisch charakterisiert sich letzterer mit seiner gelblichen durchscheinenden Hülle gegenüber dem kräftigeren, mehr weißlichen Anfangsteil.

Der Übergang zur **Kropferweiterung** (Crop, Jabot) ist unmerklich. Im Zustande größten Hungers braucht diese nur eine kleine Darmanschwellung vor dem Proventrikel darzustellen. Das Lumen besitzt eine außerordentliche Dehnbarkeit, infolge der das Organ unter Umständen zusammengezogen unter dem Halsschild verschwinden, andrerseits aber gefüllt sich in Breite sowohl wie in Länge derart vergrößern kann, daß $^{9}/_{10}$ des Abdomens von ihm allein eingenommen werden (*Pterostichus niger* SCHALL., *Pterostichus vulgaris* L., *Calathus fuscipes* GOEZE). Der Kropf stellt somit eines der auffallendsten Merkmale der Carabiden dar. — Das ganze Gebilde wird außer durch Ring- hauptsächlich durch Längsmuskeln zusammengehalten. Die in Ruhe zahlreichen Falten und Fältchen der Wand verschwinden bei praller Anfüllung; es bleiben dann nur noch die acht longitudinalen Muskelgruppen sichtbar, die sich in regelmäßigen Abständen entlangziehen. Meist gibt eine intramuskuläre Partie eher nach, und wir finden dort eine große, blasige Auftreibung nach außen. — Die lebenswichtige Natur des Kropfes geht auch aus der reichen Versorgung mit Tracheen hervor. Zahllos umspinnen diese überall die äußeren Schichten und dringen ebenfalls zwischen die Längsmuskeln, deren Bündel sich kreisförmig ins Lumen vorwölben.

Gegen den Proventrikel zu verengert sich der Darmkanal. In einem schmalen Durchgang erweitern sich die „Wülste" und legen sich dicht aneinander. Dieser so entstandene „Pylorus" ist nun bei den einzelnen Gruppen histologisch verschieden ausgebildet, und zwar mit besonderer Bevorzugung bei den Carnivoren. Nur bei einigen höherstehenden Carabiden ist nämlich diese „Kropftaille" wirklich gut entwickelt. Den schwachen „Anbahnungen" bei *Pterostichus* gegenüber treten stärkere „Wülste" erst bei *Carabus, Calosoma* und *Broscus* auf. Das Epithel ist dabei, verglichen mit dem proximalen Kropfabschnitt, keiner Änderung unterworfen, die Ringmuskulatur besitzt selten mehr als eine Schicht. — Abweichend davon sind am Ende der Ingluvies bei den Omophroninen zwei bis drei Muskellagen vorhanden; das Epithel ist hier auffallend plasmareich und hochzylindrisch. Übertroffen wird es in dieser Hinsicht von dem der Cicindelen, wo gleichzeitig damit eine Reduktion der Chitinlamelle parallel läuft. — Den am besten entwickelten Kropfabschluß besitzen jedoch die Notiophilinen und vor allem die Nebriinen. Es kann bei diesen Formen davon gesprochen werden, daß der Kropfabschluß „mit in den Proventrikel einbezogen worden ist", denn einmal tritt eine derartige Massierung der Muskulatur sonst nur im Proventrikel auf, und dann kann man auch in der Morphologie der „Wülste" mit den langen Seihhaaren und der keilförmigen Zwischenstege ein getreues Abbild des uns später entgegentretenden einfachen Proventrikeltyps feststellen. Obwohl der Hauptabschnitt des Kaumagens erst distal hiervon sich befindet, soll aus diesen Gründen das einer Kropftaille entsprechende Wulstsystem dieser Arten dem dadurch komplizierten Proventrikel zugerechnet werden. (Vgl. dazu Abb. 2 c).

3. Der Proventrikel.

a) Allgemeine Übersicht.

An den Kropf schließt sich der „Muskelmagen" (Kaumagen, Vormagen, Proventrikel, Gizzard, Gésier) an, der diesen Namen nicht immer zu Recht trägt. Es sei deshalb hier das neutralere Wort „Proventrikel" benutzt.

Trotzdem anatomische Beschreibungen spezieller Art vorliegen (Abschn. II), können sie doch für diese Arbeit nicht genügen, da sie nicht eingehend genug sind. SCHLÜTER (1912) stellt nur die Hauptanordnung bei einer Gattung fest, kommt aber bereits näher auf die Histologie zu sprechen. Eine

sehr große Anzahl adephager Käfer (u. a. auch Carabiden) hat THIEL (1936) untersucht. In seiner vergleichenden Darstellung verzichtet er jedoch darauf, näher auf die Histologie einzugehen, und beschränkt sich zum größten Teil auf Beobachtungen an Aufsichtsbildern. Dabei gelangt er zur Aufstellung zweier Typen, nämlich eines dreizonigen und eines nichtzonalen Proventrikels. Der erstere Typ, dem von den Carabinen die Nebriinen und Notiophilinen sowie sämtliche untersuchten Tribus der Harpalinen angehören, läßt Eingangs- und Ausgangsklappen unterscheiden, die ein in der Mitte befindliches System beborsteter Klappen einschließen. Beim nichtzonalen Typ ist diese Einteilung nicht zu erkennen; ihm gehören nach THIEL die eigentlichen Carabinen, Cicindelen und Staphyliniden an. Auf Grund der von mir durchgeführten, eingehenden mikroskopisch-histologischen Untersuchung kommt man jedoch zu der Überzeugung, daß bei der vorgeschlagenen Einteilung zahlreiche Übergänge bestehen, sowohl was die Eingangsklappen („Kropftaille", V 2) betrifft als auch bezüglich des beim dreizonigen Typ auftretenden, verschieden langen „Ösophagusstiels"; dieser ist desto besser entwickelt, je größer der Abstand zwischen der Stelle ist, an der die Klappen (Leisten) die höchste Differenzierung zeigen, und der immer vorhandenen Cardiawölbung. Besser gesagt steht also dem kompakten, außerordentlich muskulösen Proventikel der räuberischen Arten (*Carabus, Cychrus, Anthia, Cicindela*) der langgestrecktere, mit geringer Muskulatur versehene Proventrikel der weniger spezialisierten Harpalinen (*Harpalus, Amara, Omophron*) gegenüber. Nach meinen Untersuchungen bestehen größere prinzipielle Unterschiede im Aufbau des Organs zwischen Nebriinen und Notiophilinen einerseits und den übrigen Carabiden andrerseits. Die Darstellung von THIEL reicht somit zu einem eingehenderen Vergleich nicht aus, wie er hier innerhalb der Carabiden zwischen adephagen und phytophagen Arten unbedingt notwendig ist, um Beziehungen zwischen Morphologie und Ökologie nachzuweisen.

Der allgemeine Aufbau des Proventrikels sei kurz gefaßt, da er nur eine Bestätigung der aus den obigen Darstellungen sowie den an anderen Käfergruppen bereits bekannt gewordenen Tatsachen bildet.

Äußerlich als eine rotbraune, kräftige Muskelanschwellung erkennbar, zeigt der Proventrikel bald eine rundliche, bald mehr ovoide oder langgestreckte Gestalt. Im Innern stellt er eine Verengerung des Darmlumens dar, die durch Vorstülpung von vier Hauptwülsten und vier Nebenwülsten hervorgerufen wird (Abb. 1). Die Hauptwülste (nach DEEGENER [1913] Leisten I. Ordnung), auch „Meißel" genannt, schließen sich an vier der acht im Kropf vorhandenen Muskelleisten an, während die zwischen diesen befindlichen Nebenleisten oder „Messer" keine derartige Längserstreckung aufweisen, erst allmählich sich im Anfangsabschnitt des Proventrikels ausbilden — wo die Hauptleisten bereits gut ausgebildet sind — und schon vor der Cardia verschwinden. — Der typische Grundplan stimmt bei allen Carabiden überein, ja er weicht nicht einmal von dem bei einigen andern Familien ab (Dytisciden, Silphinen, einige Staphyliniden und Tenebrioniden).

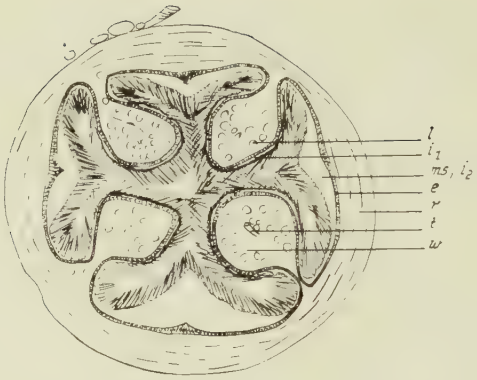

Abb. 1. **Anthia cinctipennis BOH.**

Proventrikel, 20 fach vergr. Querschnitt durch die distale Mittelpartie.

e: Epithel; i_1: getönte, setose Intima; i_2 farblose Intima; l: Längsmuskeln; ms: Messer, Nebenleiste; r: Ringmuskeln; t: Tracheen; w: Wulst, Hauptleiste.

Ein ähnlicher morphologischer Aufbau trifft zu für den Proventrikel von *Carabus cancellatus* ILLIG. (Mittel- und Endabschnitt), *Broscus cephalotes* L. (kürzere Borsten), *Harpalus aeneus* F. und *Amara curynota* PANZ. (Intimalborsten erheblich kürzer), *Zabrus tenebrioides* GOEZE (alles reduziert, Leisten flach).

Der zum größten Teil (s. o.) erstmalig untersuchte histologische Aufbau ist bis auf kleinere Abweichungen (s. u.) übereinstimmend. Die an den Leistenspitzen etwas höhere Epithelschicht sondert zunächst eine fuchsinophile, farblose Intima ab, die nach außen zu in Bräunung übergeht. Die dunkelgetönten Intimalamellen laufen in nach den Arten verschieden lange Borsten aus, die immer zu mehreren vereint eine Art „Kamm" bilden. In ihren Endigungen liegen diese Plättchenausläufer mit den Chitinborsten dachziegelartig übereinander, und zwar zeigen die Spitzen in aboraler Richtung. Bisweilen erkennt man auch Plasmastränge, die sich zwischen das Chitin hineinziehen, sowie Unterschichten in diesem selbst. Die fast ganz auf die Hauptleisten beschränkten Längsmuskeln sowie die Ringmuskeln sind nach den Arten verschieden mächtig. Ganz außen legen sich Tracheen, Teile des Fettkörpers und der Malpighischen Gefäße an. (Abb. 2b).

Artunterschiede treten abgesehen von der Ausbildung der Muskulatur besonders in der Differenzierung der äußersten Intimaschicht einschl. ihrer Borsten auf, worauf im Folgenden näher eingegangen wird.

Als Grenze gegen den Kropf gelte die Stelle, an der die den ganzen Vorderdarm umspannenden Ringmuskeln erheblich an Stärke zunehmen. Im Falle verwischter Grenzen wird die höhere Intimadifferenzierung zu Hilfe genommen. Den natürlichen distalen Abschluß bildet der Cardialsphinkter.

Die Untersuchungen gehen im Folgenden von einem möglichst ursprünglichen Proventrikel aus, wie er früher wahrscheinlich bei Carabiden allgemein verbreitet war, jetzt nur noch bei primitiven Formen vorhanden ist. Anschließend soll versucht werden, die mutmaßliche Entwicklung aufzuzeigen zu jenen hochkomplizierten Organen, wie sie sich bei *Cicindela*, *Carabus*, *Calosoma* und *Nebria* finden.

b) Der ursprüngliche Typ (einige Fleischfresser).

Als Ausgangsglied sämtlicher Proventrikelformen dient am besten **Anthia cinctipennis** BOH., da hier die einfachsten und wahrscheinlich primitivsten Verhältnisse vorliegen. Die einem theoretischen Grundtyp der Carabiden sehr nahe stehende Art ist streng räuberisch. Größere Spezialisierungen sind an keinem Darmabschnitt eingetreten, alles läßt auf eine sehr ursprüngliche Form schließen, die wahrscheinlich in phylogenetischer Beziehung noch unter sämtlichen Harpalinen einzureihen wäre.

Der Proventrikel ist ca. 1.725 mm lang, kürzer als derjenige von *Broscus cephalotes* L. und *Carabus cancellatus* ILLIG. (trotzdem beide Arten kleiner sind als *Anthia cinctipennis* BOH.!), aber weitaus gedrungener.

In der Aufsicht vom Kropf aus sieht man den Eingang zum Mitteldarm von vier wulstigen, zungenartigen Lippen umstellt. Bei genauerer Betrachtung sind darunter schmale Stützen erkennbar, auf denen sie hin und her schwingen. Ganz klein deuten sich zwischen ihnen die Nebenleisten an, auch „Messer", um die Bezeichnung von RUNGIUS zu gebrauchen, die dieser für *Dytiscus* anwendet. In diesem regelmäßigen Aufbau nun sind die erwähnten Lippen nichts andres als die vier Hauptwülste, die die Fortsetzung der acht alternierenden Muskelbänder des Kropfes darstellen, wobei von jenen immer eines übersprungen ist.

Die Intima läuft in lange, feine Chitinhaare aus die **überall gleichmäßig „Wülste" und „Messer" bedecken** (Abb. 1). Lediglich das äußerste Chitin erscheint auf den Wulstoberseiten, wie bei allen Arten, die eine einheitliche Beborstung zeigen, dunkler getönt als in den

Falten selbst. Oft sind auch die Haare an diesen Stellen beschädigt oder abgestoßen.

Das kleinzellige Epithel zeigt keine Abweichungen gegenüber demjenigen des Ösophagus. Die Matrixzellen der Hauptwülste heben sich durch einen wenig auffallenden, größeren Plasmareichtum gegen die der „Messer" ab.

Ebenso einfach liegen die histologischen Verhältnisse noch bei einigen Harpalinen.

Der Proventrikel von ***Broscus cephalotes*** L. ist ähnlich gedrungen wie bei der vorigen Art. Aber hier ist schon der ganze Kropfausgang mit farblosen Borsten dicht besetzt. Im übrigen weicht die Struktur wenig von derjenigen bei der oben beschriebenen Anthiine ab, wie dort setzen sich die in der Ingluvies angebahnten Muskelzüge als „Wülste" fort, wie dort sind alle Borsten gleich auf allen Querschnitten des Vorderdarms vom Ösophagus ab.

Charakteristisch ist, daß sich das Ende des Vorderdarms nach Art eines Handschuhfingers in den Mitteldarm vorstülpt. Die Ventilwirkung des ganzen Organs wird dadurch erhöht. Für sämtliche Sphinkterabschnitte trifft diese Eigentümlichkeit zu, bei der Valvula cardiaca, mit der wir es hier zu tun haben, immer, der Valvula rectalis oft, der Valvula pylorica zwar selten, kann aber ab und zu beobachtet werden.

Morphologische Abweichungen von diesem Proventrikelmodus konnten auch bei ***Clivina fossor*** L. nicht festgestellt werden.

c) Der rückgebildete Proventrikel der Pflanzenfresser.

Aus diesem Grundtyp haben sich nun die verschiedenen Abänderungen herausentwickelt, die einesteils in negativer Richtung zu den Pflanzenfressern, andernteils in positiver zu den hochstehenden Räubern führt. Beginnen wir mit ersterer, da sich hier geringere Abweichungen ergeben.

Da zeigt sich dann zunächst, daß bereits bei ***Omophron limbatum*** F. der Kaumagen weniger muskulös ist. Die Chitinhaare sind nicht sehr lang, stehen aber überall gleichmäßig verteilt. Die Zwischenpartie bis zur Cardia (Vorderdarmabschluß) von der allmählichen Einebnung der Leisten ab zeichnet sich durch auffallende Länge aus.

Eine weitere Rückbildung ist bei ***Harpalus aeneus*** FBR. ein-

getreten. Die Muskulatur ist verringert, die wenig starke Intima zeigt gleichmäßig verteilte Chitinhaare (Abb. 2b).

Den gleichen Entwicklungsgrad finden wir bei ***Amara curynota*** **PANZ.** —

Ihren Höhepunkt erreicht die Reduktion aber bei ***Zabrus tenebrioides*** **GOEZE.** Hier kann das Organ wirklich als rudimentär bezeichnet werden. Am Proventrikel fehlt die wichtige Ringmuskulatur bis auf wenige (zwei) Stränge, und auch die Längsmuskulatur ist äußerst spärlich in den flachen und kleinen Leisten; erst in der Cardia erreichen beide wieder größere Mächtigkeit. Die Intimabehaarung ist bei *Zabrus* gleichmäßig fein und kurz.

Aus dieser Reduktion, die nicht einmal vor einer Verkleinerung der „Wülste" (oder „Meißel", wie sie RUNGIUS [1911] bei *Dytiscus* nennt) Halt macht, ist auf eine Funktionslosigkeit des Proventrikels zu schließen. Zweifellos dürfte diese Rückbildung auf die pflanzliche Ernährung zurückzuführen sein, denn es treten ja auch Vorstufen dazu bei den überwiegend vegetarischen Arten auf.

d) Der spezialisierte Proventrikel.

aa) Differenzierung der Hauptleisten.

1. Einheitlicher Proventrikel ohne eine Verstärkung der Leistenränder (Harpalinen und einige Carabinen.

Vom eingangs dargestellten Grundtyp ausgehend treten bei den Fleischfressern im Gegensatz zu den oben beschriebenen Arten in der Ausgestaltung des Proventrikels weitere Spezialisierungen ein. Vielfach ist es dabei zu komplizierten Verfeinerungen und weitgehender Arbeitsteilung gekommen.

Selbst bei niedrigstehenden Formen tritt schon eine geringe Weiterentwicklung ein: ***Bembidium lampros*** **HBST.** besitzt am Proventrikeleingang auf den „Meißeln" einige abweichend gestaltete, kräftigere und kürzere Borsten, die mit Übergängen zu den dünneren und längeren überleiten, die die ganze übrige Intima bedecken.

Einen weiteren Grad stellen die an der entsprechenden Stelle befindlichen stumpfen Höcker von ***Harpalus rufipes*** **DEG.** dar, die distalwärts durch gedrungene Intimaborsten vertreten werden.

Ähnlich ist auch der ovale Abschnitt der „Meißel" von ***Deme-***

trias atricapillus **L.** an der Oberseite von abgerundeten Chitinkegeln bedeckt.

Immer weiter können wir so die Umgestaltung einzelner Partien verfolgen. Dabei steigen ihre Differenzierungen gleichzeitig mit der Höherentwicklung. ***Calathus fuscipes*** **GOEZE** und ***Pterostichus niger*** **SCHALL.** stellen wiederum neue Etappen dar. Dieser besitzt gedrungene Borsten, jener nur noch kleine Chitinkegel auf der Oberseite des Wulstanfangs, die bereits derart niedrig sind, daß die Fläche wie mit Buckeln bedeckt erscheint.

Diese Zustände leiten schließlich über zu der höchsten Stufe, die in den völlig glatten Chitinplatten der Meißeloberseite bei *Carabus* ihren Ausdruck findet (Abb. 2 a). Das Endglied dieser Reihe soll etwas genauer beschrieben werden. Aus den vielen Formen der Gattung wurde *Carabus cancellatus* ILLIG. als Untersuchungsobjekt gewählt. Serienschnitte vom Kropf bis zum Mitteldarm ergeben folgendes Bild:

Am aboralen Kropfende erscheint auf vier von den Muskelwülsten an Stelle der andernorts farblosen, in kurze Haare auslaufenden Chitinschicht eine allmählich an Höhe zunehmende, braune Lamelle (Abb. 2 a). Die restlichen vier verschwinden analwärts in dem Maße, wie die anderen an Größe zunehmen. Nach ihrem völligen Schwund treten am Rande äußere Ringmuskelbündel auf, die sich teilweise in die noch nicht ganz ausgefüllten „Wülste" fortsetzen. Mit ihnen zugleich dringen auch Tracheen in dieselben. — — Mit dem stärkeren Auftreten der Muskeln erheben sich in den Falten kleine Chitinkegel. Diese „Messer" (Nebenleisten) besitzen eine auffallend hohe Schicht der zunächst abgeschiedenen (fuchsinophilen Intima, die zum Darmlumen in Bräunung übergeht und in kurze kräftige Chitinhaare ausläuft. Das Bildungsepithel der „Messer" ist eng geschachtelt mit kleinen runden Kernen; Protoplasmafortsätze ziehen sich zwischen das Chitin hinein. Hiervon nur wenig abweichend ist die Struktur der „Meißel", die bei *Carabus* eher die Bezeichnung „Wülste" verdienen. Ihr Epithel ist kubisch, mit großen runden Kernen, die fast die ganze Zelle ausfüllen, und zeigt einen scharfen Rand gegen die Intima. Die farblose Schicht derselben ist sehr dünn, es folgt bald die gebräunte Lamelle. Diese ist sichelförmig aufgelagert und borstenlos. Der Inhalt der Leiste besteht aus Tracheen und spärlichen Längsmuskeln. Zum Mittelpunkt des Organs hin wachsen die „Wülste" weiter und engen das Lumen immer mehr ein. Die eingedellten Deckplatten (Abb. 3) schieben sich nach Art von Bogenstücken ineinander, die einerseits zu einem Mittelpunkt

Abb. 2. Proventrikellängsschnitt (schematisch) von

a) Carabus cancellatus ILLIG. (etwas weniger vergrößert wie b und c).
b) Harpalus aeneus F.
c) Nebria brevicollis F.

(Die entsprechenden Querschnitte sind die Abb. 3, 1 und 5!). Die farblose Intimaschicht ist senkrecht schraffiert.

Übergänge a/b: *Pterostichus niger* SCHALL., *Pt. vulgaris* L., *Harpalus rufipes* DEG.

Ähnlich b: *Amara eurynota* PANZ., *Omophron limbatum F.*, *Zabrus tenebrioides* GOEZE (reduziert), *Broscus cephalotes* L. und *Anthia cinctipennis* BOH. (Längere Borsten, kräftigere Muskulatur).

Ein Längsschnitt von *Cicindela hybrida* L. erübrigt sich; durch die Hauptleisten gelegt, würde sich ein ähnliches Bild wie Abb. 2b ergeben (längere Borsten!), ein Schnitt durch die Nebenleisten würde die chitinisierten, glatten Messer zeigen, die ovalwärts von kegelförmigen Borsten bedeckt sind. (Abb. 6 und 7).

streben, andrerseits aber nach außen gezogen werden. Die Intima ist glatt, nur an den Seitenkanten und auf den ansteigenden „Messern" stehen kleine, kurze Borsten. — — Durch die Ausdehnung der letzteren wiederum werden die „Wülste" („Meißel") an der Basis eingeengt, wodurch im Querschnitt ein baumartiges Aussehen entsteht. Die Borsten der „Messer" werden — je weiter sie vom Kropf entfernt sind — lang und haarförmig; in einer Entfernung von 0,65—0,75 mm endlich (von der Kropfgrenze ab gerechnet) sind die letzten glatten Chitinleisten verschwunden. Kurz nachdem die „Wülste" ihren größten Umfang erreicht haben, tritt eine leichte Schrumpfung ein, wodurch sich eine sehr seichte Mulde bildet, die zwei morphologisch verschiedene Abschnitte trennt. In dieser Höhe haben die Borsten bereits annähernd die gleichen Dimensionen. — — Verfolgen wir die Ausgestaltung des Proventrikels weiter distalwärts, so erreichen bald die „Messer" ihre maximale Höhe. Fast kommen sie den „Wülsten" oder Haupt-

leisten darin gleich. Durch diese Ausdehnung der Nebenleisten werden sie zusammengedrückt und verlängert. Die Borsten besitzen hier die größte Dichte. Auch ihre Feinheit und Länge erlangt jetzt den höchsten Ausbildungsgrad (dreimal so lang wie 0,2 mm vorher, d. h. 0,95 mm von der Kropfgrenze). — — Zum Mitteldarm hin wird die Basis der „Wülste" wieder breiter, sie dominieren weitgehend über die zurückgedrängten „Messer". Daneben verringert sich ihre Stärke, das Darmlumen nimmt relativ an Raum zu. Mit der dunkelgetönten Intima werden ebenfalls die Borsten reduziert, auf den Nebenleisten aber, die als glatte Chitinpolster enden, verschwinden sie sehr bald gänzlich. Der Übergang zur Cardia ist durchaus allmählich, wobei die „Wülste" verflachen und ineinander übergehen. Die Valvula cardiaca charakterisiert sich durch das hohe Epithel, das dort an die Stelle der kleinen und kubischen Zellen tritt. Der gesamte Durchmesser nimmt ab, die Muskularis verschwindet bis auf geringe Reste und erreicht erst am eigentlichen Sphinkter wieder eine größere Mächtigkeit.

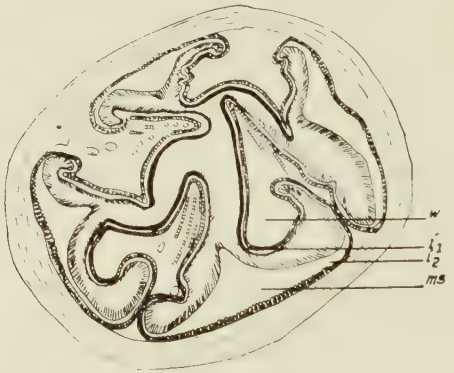

Abb. 3. **Carabus caucellatus ILLIG.**

Proventrikel, Eingangspartie quer. 15 μ, 25 fach vergr.

i_1: äußere Chitinschicht mit Borsten.
i_2: innere, farblose Chitinschicht.
ms: „Messer", Nebenleiste.
w: „Wulst", Hauptleiste.

Genau derselbe morphologische Aufbau kennzeichnet den Proventrikel von ***Calosoma inquisitor* L.** Auch hier fällt die Oberseite c proximalen Wulstpartie (Hauptleiste) durch dicke, glatte Lamellen dunkelbraunen Chitins auf.

2. Sonderung des Proventrikels in zwei Teilabschnitte und Verstärkung der Leistenränder.

(Notiophilinen und Nebriinen.)

Nicht immer ist die Differenzierung denselben Weg gegangen. Bei Notiophilinen und Nebriinen liegt als besonderes Prinzip neben der Verstärkung der Meißeloberseite deren feste Verankerung im Muskelgewebe sowie die strenge Sonderung in einen Sieb- und Kauabschnitt zugrunde.

Schon äußerlich zeigt sich die Abweichung von den obigen Arten: es schimmern bei ***Notiophilus biguttatus*** **F.** deutlich acht kurze Spangen hindurch. Vor ihnen befindet sich im Anschluß an den Kropf ein abgegliederter Anfangsteil, der morphologisch ein getreues Abbild des einfachen Baues ist, wie er den Harpalinen eigen ist: vier Hauptwülste mit vier dazwischenliegenden „Messern", das Ganze außen von dicker Ringmuskulatur umhüllt und innen von einer sehr dicken, hauptsächlich farblosen, überall gleichartig beborsteten Intima überzogen. An Hand von Serienschnitten gewinnt man nachstehendes Bild:

Gegen den anschließenden aboralen Kaumagenabschnitt zu zeigen sich die ersten Anzeichen für eine **Weiterdifferenzierung in den Rinnen.** Außerhalb von diesen treten mitten zwischen den Ringmuskelbündeln runde Chitinstäbe auf. Weiter analwärts entpuppen sie sich als in die Tiefe verlagerte Fortsätze dieser Rinnen. Im ferneren Verlauf schwinden die Hauptwülste merklich, und überlagern dachförmig einen viel flacheren, bedeutend dicker chitinisierten Ausläufer, der an ihre Stelle getreten ist. Allmählich werden diese Meißelfortsätze höher. Gleichzeitig hiermit Hand in Hand geht die schon erwähnte Rinnenvertiefung, die sich weit zwischen die Muskulatur schiebt. Diese wird dadurch nach außen gedrückt, sodaß ein Achteck mit eingedellten Seiten entsteht (Abb. 4). Die Partien zwischen den Leisten sind glatt und mit einer äußerst dicken, rotbraunen Intima versehen. Im Zentrum dieses Organs stellen sich die „Meißel" „Wülste" als hohe, seitlich zusammengedrückte Keile dar, die auf ihrem Kamm sehr kräftige, lange Borsten tragen, die in ihrer Gesamtheit wie die Zähne einer Säge wirken mögen. Die „Messer" sind dagegen ziemlich untergeordnet, ihre Chitinschicht ist sehr dünn, und ebenso wie die nur an der Spitze auftretenden Seten farblos. Dagegen ist das Epithel sehr gut entwickelt. Die Ringmuskulatur setzt an den unteren, mit der stärksten Intima vesehenen Seiten der Leisten an,

und nur wenige Bündel laufen außen um das Organ herum. Die Längsmuskulatur beschränkt sich nicht auf die reichliche Anfüllung der Hauptleisten, sondern durchzieht auch die Zwischenstege (bei den bisherigen Formen war sie dort durchaus untergeordnet!). — — Der vorstehend beschriebene Proventrikelteil nimmt gegenüber dem Anfangsabschnitt kaum dessen halbe Länge ein. Schon nach wenigen (ca. 15)μ verflachen sowohl „Messer" als auch „Meißel". Während diese bereits von ihrem Beginn an unbedeutend waren, und jetzt fast sofort verschwinden, laufen jene in seitlich kompresse Keile aus,, die allmählich in die Höhe der übrigen Darmwand zurücksinken.

Abb. 4. **Notiophilus biguttatus F.**

Proventrikel, Hauptabschnitt, Teilquerschnitt, 125fach vergr.

Links und rechts je eine Hauptleiste. Die farblose Intimaschicht (fuchsinophil) schraffiert.
Ein Längsschnitt würde ein ähnliches Bild wie Abb. 2c zeigen; an Stelle der glatten Hauptleistenintima befinden sich auf einer dünneren Chitinschicht kräftige Borsten (Abb. 4).

Notiophilus biguttatus F. ist somit leicht auf den einfachen Grundtyp zurückzuführen. Gleichzeitig stellt die Art die Verbindung her zu dem Typ, der uns in *Leistus* und *Nebria* entgegentritt. Bereits Dufour (1824) fiel die hohe Entwicklung des Proventrikels bei *Nebria* auf. Er erkannte die kräftigen Kauleisten, schrieb aber nichts über den vorgeschalteten Filterabschnitt. Wörtlich heißt es:

„Dans le gésier de Nebria arenaria ces mêmes lames internes du gésier sont formées de deux triangles confluens par leurs sommets, et elles alternent avec un empilage de dents à pointes de lancette."

Auf diese Dreiecksform der Leisten wird unten zurückzukommen sein.

Die Untersuchungen zur Klärung der näheren Struktur ergeben nun an ***Nebria brevicollis*** F. folgendes (Serienschnitte Kropf- Mitteldarm):

Der regelmäßige Bau des Kropfes setzt sich auch in den Proventrikel fort. Die acht Längsmuskelzüge laufen mit dem Verjüngen des Vorderdarms auf einander zu, die Ringmuskelbänder, die zwischen ihnen ausgespannt sind, folgen sich in geringeren Abständen. Der Kaumageneingang wird durch vier Lippen umstellt, die von den Längsmuskeln herausgewölbt werden. Zwischen ihnen ziehen alternierend kleinere, spitzgratige Wälle, den „Messern" entsprechend. Das auffallend verengte Organ ist von einer mittelstarken Ringmuskellage umhüllt. Die vier Lippen sind ganz mit Longitudinalmuskeln angefüllt. Ihre Verbindung mit der Basis ist lediglich ein schmaler Steg, der so die Beweglichkeit der übergewölbten Polster erhöht. Die Sperrwirkung dieses Systems scheint vollkommen, was nicht zuletzt durch die gut ausgebildeten Borsten vervollständigt wird. Im übrigen erinnern diese Klappen an den bei *Anthia* gefundenen Grundtypus. — — Diesem, schon äußerlich durch seine Engigkeit auffallenden Teil sitzt erst der Hauptabschnitt des Organs auf. Die oben erwähnten vier Lippen sind gewissermaßen Ausläufer oder Drosselklappen der folgenden Leisten. Allerdings ist die Verbindung sehr niedrig, ein tiefer Spalt trennt beide Teile von einander. Eine derart starke Differenzierung ist sonst bei Carabiden nicht zu finden: oralwärts die wulstigen Deckplatten mit ihren langen Chitinhaaren und der dünneren Intima, analwärts ein System von harten gegeneinander schiebenden Leisten mit einer Intima von 30 μ Dicke im Durchschnitt. Eine feste Verankerung im Muskelgewebe kann die Leistungsfähigkeit dieser Leisten erhöhen. Die Chitinlamelle setzt bereits unter der körperinnersten Faser an und drückt diese dabei natürlich weit vor sich her, sodaß wieder das Bild des Achtecks entsteht. Diese acht Leisten, die wir infolge ihrer Differenzierung als stumpfe Keile bezeichnen, wölben sich auf der folgenden Strecke immer höher, bis die Verwachsung schließlich in der Fortsetzung der Deckplatten („Wülste") sich in eine Spitze verlängert. Nicht weit vom Ursprung entfernt gibt jede Lamelle einen Außenast ab, dessen Enden zwischen sich die Fortsetzung der anfangs noch kleinen „Messer" tragen. Mit Ausnahme des vorderen Teils nennt man sie jetzt auf Grund der anderen Histologie (geringere Chitinschicht verglichen mit den übrigen Carabiden) besser „Bürsten".

Am Anfang des Proventrikel-Hauptabschnitts haben wir demnach bei ***Nebria*** folgenden Aufbau: acht tief verankerte Leisten ver-

einigen sich zu den„DUFOURschen Dreiecken" („Keilen"). Zwischen ihnen sind an Seitenzweigen die „Bürsten" aufgehängt. Vorerst sind die Keilschneiden lang beborstet, die mittleren Seitenpartien aber mit kräftigen Chitinkegeln ausgestattet, die sich als seitliche Zähne zwischen die langen Haare der Zwischenstege erstrecken. Die „Keile" wölben sich stetig mehr ins Innere vor. Ihre Chitinschicht wird ungeheuer dick. Gleichzeitig werden die Seten abgestoßen (Abb. 5). Erst weiter analwärts treten sie wieder auf zunächst in Form kleiner Höcker und Kegel. Die stabilen Seitenzähne bleiben in ihrer Aus-

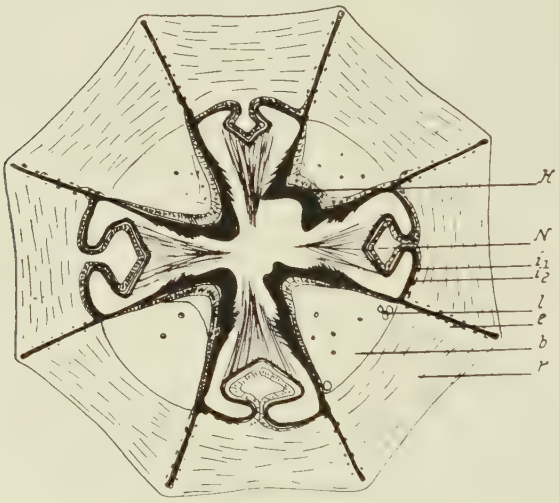

Abb. 5. **Nebria brevicollis F.**

Proventrikel, Hauptpartie quer. Etwa 25 fach vergr., 10 μ.

Die rechten Hauptleisten (H) sind bereits in der hinteren Partie getroffen, wo sie apical eine seichte Eindellung zeigen und sich zu einem Rohr zusammenlegen (dabei sind die „Bürsten" (N) von inneren Lumen abgeschlossen!).
i_1: getönte Intima.
i_2: farblose.
l: Längsmuskulatur.
e: Epithelreste.
b: Bindegewebe.
r: Ringmuskulatur.

dehnung erhalten, auch bei der folgenden Veränderung der Keilschneiden. Diese verbreitern sich nämlich nach hinten zu, verflachen und sinken endlich in der Mitte ein. Zugleich drängen die oberen Seitenkanten nach außen über die Zwischenstege hinüber. Schließlich

legen sich diese Kanten aneinander und bilden ein von dicker, glatter Intima umschlossenes Rohr. Die „Keile" haben die scharfen Schneiden des adoralen Teils zu breiten Rinnen umgewandelt. Die „Bürsten" werden dadurch ganz vom inneren Lumen abgedrängt. Da die Intima der Wandvertiefungen glatt ist, entsteht an jeder Seite je eine, insgesamt acht, Nebenrinne.

Auch weiterhin behalten die „Bürsten" ihre Siebstruktur, sinken jedoch immer tiefer zusammen. Die „Keile" gehen ebenfalls bald zurück; längere Chitinhaare kommen auf ihnen nicht mehr zur Ausbildung. Zur Cardia hin verflachen alle Leisten und verlieren die dunkle Außenintima. An der gleichmäßig gefalteten Wand erscheinen nur mäßig dicht stehende, kurze Borrsten auf einer mittelstarken, farblosen Chitinmembran. In diesem Zwischenstück schmilzt natürlich wie bei den anderen Arten die Ringmuskulatur zusammen, um erst am Übergang zum Mitteldarm wieder kräftiger zu werden.

Dieser komplizierte Bau läßt selbstverständlich auch für das Epithel gewisse Abweichungen erwarten. Völlig normal ist es nur an den Bürstenrändern. Unter den außerordentlich dicken Spitzen der Hauptleisten („Keile") ist es besonders hochzylindrisch und plasmareich. Die Intimaausläufer, die sich in die Muskulatur vorschieben, sind jederseits von runden Kernen begleitet, die als Reste des auseinandergezogenen Epithels gedeutet werden müssen. Dieselbe Erscheinung findet sich nur unter den abgegebenen Seitenästen wieder. Das von den Zellen abgesonderte Chitin läßt nur an den „Bürsten die farblose Schicht erkennen, die jedoch niemals wie bei den übrigen Carabiden die gebräunte übertrifft. Über der farblosen liegt die gleichdicke, mittelstark gedunkelte, borstentragende Intima. An den „Keilen" kommt über dem Epithel zunächst eine dünne, heller gefärbte Schicht, auf die dann erst die glatte, rotbraungetönte folgt. Unter dem Epithel liegt Bindegewebe, an das sich nach außen die Ringmuskulatur anschließt. Längsmuskeln sind vorwiegend im vorgeschalteten Ventilabschnitt vorhanden, im Hauptteil sind sie merkwürdigerweise gering

Dieser geschilderte Proventrikel scheint in seinem Grundplan dem ganzen Tribus zuzukommen. Auch bei ***Leistus ferrugineus*** **L.** ließ sich darin keine wesentliche Abweichung feststellen.

Der Gang der Entwicklung dieses Aufbaus aus den einfacheren Verhältnissen bei *Notiophilus biguttatus* F. ist ohne weiteres vorzustellen. Falls die Rinnenränder sich dichter aneinanderlegen, vertiefen, und dann von der Basis her schließen, wie es ja schon bei

Notiophilus durch die vordere und hintere Verankerung in der Muskulatur angebahnt ist, dann würden dadurch die „Messer" emporgehoben und die chitinisierten Faltenseiten in der Muskularis eingeengt (s. o.: Nebriinen-Typ). Die feinere Spezialisierung der „Meißel" in Bezug auf die Intima ist darauf nur noch ein kurzer Schritt. Für diese Theorie spricht im übrigen die an den Leistenseiten sehr langgezogene, plasmaarme Intimamatrix.

bb) Differenzierung der Nebenleisten.

(Cicindelen).

Neben der erwähnten Weiterdifferenzierung der Hauptleisten („Meißel" oder „Wülste") ist bei den Carabiden auch eine Weiterdifferenzierung der Nebenleisten („Messer") eingetreten. Besonders ausgesprochen tritt uns dies bei den Cicindelen entgegen.

Als Untersuchungsobjekt diente ***Cicindela hybrida*** **L.** Wir finden hier die in Fortsetzung der Kropfwülste stehenden „Meißel" mit der übrigen Wand nur durch eine schmale Lamelle in Verbindung, derart daß in die Zwischenräume lappenförmige Ausläufer hineinhängen (Abb. 6). Lange, spitze „Messer" vervollständigen die Raum-

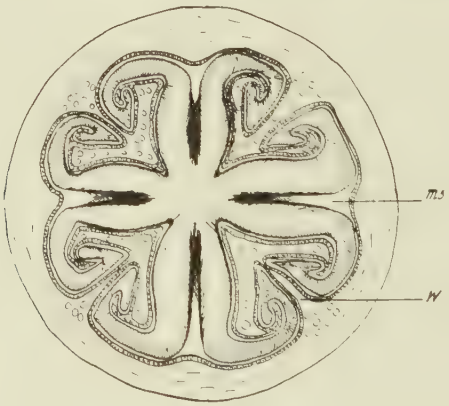

Abb. 6. **Cicindela hybrida L.**

Proventrikel, quer, etwa 25fach vergr. Anfangspartie.
ms: „Messer", Nebenleiste.
w: „Wulst", „Meißel", Hauptleiste.

untergliederung weitgehend. Die dadurch entstandenen vielfältigen Rinnen werden von den feinen Borsten überdeckt. Am proximalen Pro-

ventrikelbeginn sind diese Borsten auf den einander gegenüberliegenden Meißelspitzen plump und kegelförmig, ihre Chitinunterlage stark gedunkelt. —Weiter analwärts ändert sich aber das Bild. Die „Messer", die in der oralen Partie etwa gleich hoch sind wie die anderen Leisten, verlieren an Höhe und an Chitinbehaarung. Statt dessen beginnt eine mächtige Schicht von dunkelgefärbter Intima sich darauf abzulagern, die zur Cardia hin ständig wächst (Abb. 7). Im weiteren Verlauf wandeln sich die vier „Messer" in schmale Chitinzähne, die etwa $^2/_3$ der Meißelhöhe besitzen; unter ihrer Oberkante folgen seitlich zwei ausgeschwungene Längsseitenstege. Irgendwelche andere Gewebe, z. B. Muskeln, sind ganz verdrängt, und auch das kleinzellige Epithel ist an die Basis gedrückt. Die verschmälerten „Meißel" sind nun ihrerseits mit den langen Seihhaaren versehen, die im Vorderabschnitt des Kaumagens für die „Messer" charakteristisch sind. Der letzte Abschnitt schließlich zeigt wieder lediglich die langsam verflachenden Leisten. — Wie es scheint, wird eine derart hochgradige

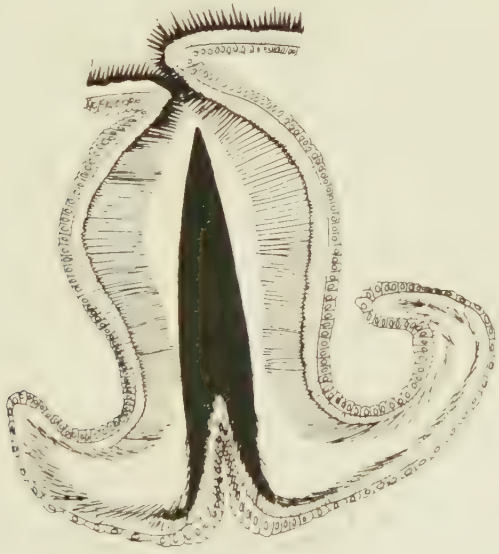

Abb. 7. **Cicindela hybrida L.**

Proventrikel, „Messer".

Querschnitt aus dem Mittelabschnitt, 62.5fach vergr.

Die fuchsinophile, farblose Chitinschicht senkrecht schraffiert.

Verfeinerung wie bei den Cicindelen nicht einmal bei *Carabus* erreicht, trotz der dort eingetretenen Intimaspezialisierung.

Die umfangreichen Untersuchungen an Dytisciden lassen sich hier als Ergänzung anschließen (RUNGIUS, DEEGENER) (1911—13). Sie zeigen ein hochentwickeltes Organ. Mannigfaltige Arbeitsteilungen zwischen glatten, scharfen Kauleisten und lang beborsteten Siebabschnitten sind auch hier eingetreten, ja, haben zu einer Ausbildung geführt, deren hohe Stufe von *Carabus* und *Calosoma* nicht, von *Cicindela* kaum erreicht wird. An *Cybister roeseli* CURTIS unterscheidet DEEGENER noch in den Zwischenräumen außer den Leisten I. (Meissel, Wülste, Keile) und II. (Messer) Ordnung 16 Nebenleisten III. Ordnung, die sich an der Basis der „Meißel" erheben und auch Borsten tragen.

e) Zusammenfassung.

Überblicken wir noch einmal die verschiedenen Gestaltungen des Proventrikels der Carabiden, so müssen wir feststellen, daß aus einem Grundtyp heraus sich verschiedene Tendenzen zu divergierender Organbildung zeigen. Im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Höherentwicklung der Carabiden können verschiedene Anpassungen an die ökologischen Verhältnisse beobachtet werden.

A. Der **Grundtyp (vier äquisetose Haupt- und Nebenleisten)** Abb. 1, 2 b), der uns bei dem primitiven Räuber *Anthia cinctipennis* BOH. und *Broscus cephalotes* L. (ähnlich auch bei *Clivina fossor* L.) entgegentritt, führt einerseits zu dem **reduzierten Proventrikel der Pflanzenfresser.** Die schon etwas geringere Ausbildung bei *Omophron limbatum* F. und die sehr schwache bei *Harpalus aeneus* F. und *Amara eurynota* PANZ. leitet über zur extremen Rückbildung, wie wir sie bei *Zabrus tenebrioides* GOEZE finden. Es kommt dabei nicht nur zur Verkleinerung der Leisten sondern auch zur Verringerung **von Intima, Borsten und vor allem der Ring- und Längsmuskulatur.**

B. Die höherstehenden carnivoren Carabiden lassen verschiedene Richtungen erkennen, in denen eine **Arbeitsteilung** zwischen den einzelnen Partien eingetreten ist.

1. Der erste Typ zeigt eine Tendenz zur **Glättung der Oberseite des proximalen Wulstanfangs.** Es läßt sich eine Reihe aufstellen, die von gleichmäßiger Beborstung (Grundtyp) über gedrungenere (*Demetrias atricapillus* L.) und kegelförmige Borsten (*Harpalus rufipes* DEG., *Calathus fuscipes* GOEZE), Entstehen kleiner Buckel (*Pterostichus niger* SCHALL.) zu der Ausbildung der harten, glatten, dicken Chitinlamelle bei *Carabus* und *Calosoma* führt (Abb. 2 a, 3).

2. Bei der zweiten Gruppe, den Notiophilinen (*N. biguttatus* F.) sind die **Rinnen zwischen den Leisten** mit äußerst widerstands-

fähigem und glattem Chitin ausgekleidet und tief **in die Muskulatur hineingesenkt,** wodurch diese zum größten Teil zerlegt wird (Abb. 4). Ein Rinnenschluß tritt nur bei der ad- und aboralen Verankerung auf, indem Intimaausläufer keilartig in das unterliegende Gewebe vorgetrieben werden. Dem kurzen Hauptabschnitt ist ein **Anfangsteil vorgelagert,** der den primitiven Grundtyp aufweist (A).

3. Weiter fortgeführt ist dieser Typ bei den Nebriinen (*Nebria brevicollis* F. und *Leistus ferrugineus* L.). Neben der auffälligen **enormen Verdickung der** glatten keilartigen **Intima des „Wulstes"** ist eine derart feste **Verankerung der Leisten im Muskelgewebe** eingetreten, daß jenes jeweils an den betreffenden Stellen weit nach außen gedrückt wird. Es kommt so im Querschnitt das Bild eines Achtecks mit eingedellten Seiten zustande (Abb. 5). Auch hier ist einem **Hauptabschnitt ein Anfangsteil** mit vier lang beborsteten „Wülsten" **vorgelagert,** die die Fortsetzung der Kropfleisten darstellen, aber hier infolge der stärkeren Ringmuskulatur und Chitinisierung mit zum Proventrikel zu rechnen sind (Abb. 2c).

4. Der Proventrikel von *Cicindela hybrida* L. weist neben einer geringeren Spezialisierung der Hauptleisten („Meißel" oder „Wülste") eine entscheidende **Veränderung der Nebenleisten ("Messer")** auf: waren diese noch im proximalen Abschnitt lang behaart, so stellen sie im Hauptteil derbe „Zähne" mit einer glatten, dicken Intima dar (Abb. 6, 7). (Vgl. das Schema am Schluß der Zusammenfassung!)

Im Gegensatz zum Ösophagus zeigt demnach der Proventrikel eine weitgehend verschiedene Ausbildung, die abhängig von der phylogenetischen Entwicklungsstufe (*Carabus, Cicindela*) Beziehungen zur Art der Ernährung (*Zabrus*) aufweist. In den Ausführungen über seine Funktion wird hierauf noch zurückzukommen sein (Abschnitt VI).

4. Cardia.

Auf den Abschluß des Vorderdarms durch die Valvula cardiaca ist bereits im vorigen Abschnitt eingegangen. Speziellere Unterschiede lassen sich hierbei nicht feststellen. Die unten genannten Beobachtungen an *Pterostichus vulgaris* L. bestätigten sich an *Carabus cancellatus* ILLIG., *Broscus cephalotes* L. und *Amara eurynota* PANZ.

Die Abriegelung des Darms wird durch die Längs- und Ringmuskeln sowie eine dicke, farblose Intima gekennzeichnet. Auf der letzteren stehen kurze Zähnchen, ähnlich wie im Kropf. Auch das Epithel zeigt eine stärkere Entwicklung. Die Zellen sind verhältnismäßig

hoch und groß. Zahlreiche Kerne deuten auf einen Regenerationsherd hin. Der Übergang zum Mitteldarm fällt durch einen etwas niedrigeren Wandbelag auf.

5. Charakteristik und Histologie des Mitteldarms.

Der Mitteldarm (Chylusdarm, Mesenteron, Mid-gut), fälschlich auch Magen, estomac, genannt, ist der auffälligste Teil des Verdauungskanals. Im Gegensatz zu dem Mitteldarm anderer Käfer, dessen Außenfläche bisweilen sogar glatt erscheint, oder auch nur wenige Ausstülpungen aufweist, ist er bei den Carabiden mit charakteristischen, langen Blindschläuchen wie übersät. Sein Umfang ist ziemlich beträchtlich, neben den Gonaden wird der größte Teil des Abdomens von ihm eingenommen. Die Lage zwischen den Organen wird in erster Linie von den ihn fest umspinnenden Tracheen gewährleistet, (bei alternden *Carabus auratus* L. soll außerdem das dort beobachtete Luftschlucken demselben Zwecke dienen). Vor allem aber führen die Tracheen dem Mitteldarm den nötigen Sauerstoff zu, während der Fettkörper sowie die alle Zotten umspülenden Ströme der Körperflüssigkeit für den Stofftransport zwischen dem Darm und dem übrigen Körper sorgen; die in vielfältigen Schlingen herumgelagerten Malpighischen Gefäße dürften dagegen für die Exkretion schädlicher Schlacken verantwortlich zu machen sein.

Auf die Histologie braucht nur kurz eingegangen zu werden, da sie für den Mitteldarm mit den Beobachtungen an den Dytisciden übereinstimmt. Untersucht wurden dazu die Arten: *Cicindela hybrida* L., *Carabus cancellatus* ILLIG., *Nebria brevicollis* F., *Notiophilus biguttatus* F., *Broscus cephalotes* L., *Pterostichus vulgaris* L., *Calathus fuscipes* GOEZE, *Amara eurynota* PANZ., *Harpalus aeneus* F. und *Zabrus tenebrioides* GOEZE. Größere Unterschiede treten nur in der Größe der Blindschläuche auf, sodaß die allgemeine histologische Struktur gemeinsam behandelt werden kann.

Die Mitteldarmsäcke (Zotten, Krypten), fälschlich auch Mitteldarmdrüsen genannt, stellen analog zu den Mollusken nichts weiter als Ausstülpungen und Oberflächenvergrößerungen der Darmwand dar, wenn auch ihr Lumen nicht immer mit dem des Darms kommuniziert (Abschn. VI, 2).

Auf die verschiedenen, im Ganzen nur dünnen Muskelschichten (Längs-, dann Ringmuskulatur) folgt eine selbständige Stütz- oder

Grenzlamelle. Das Epithel ist im Ruhestand plasmareich mit großen ovoiden Kernen. Ihm gegenüber zeigen die Kryptenzellen keinerlei morphologische Abweichung. Meist ragen sie etwas über die übrige Darmwand vor. Gegen das Darminnere zu treten in den Mitteldarmsäcken oft Sekretblasen auf (Abb. 8). Der durch zahlreiche Kernhäufung und Mitosen gekennzeichnete Regenerationsherd („Mitteldarm-Mutterzellen") bildet das bei den Adephagen umfangreichere, distale Zottenende. Sämtliches Epithel besitzt an der freien Oberfläche im Darmlumen wie in den Krypten einen dichten Stäbchensaum. Eine peritrophische Membran ist dagegen nirgends festgestellt (übereinstimmend mit den Befunden von WIGGLESWORTH [1930] an *Pterostichus vulgaris* L.).

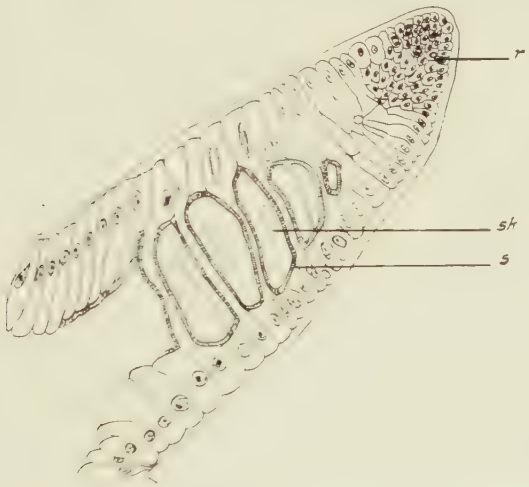

Abb. 8. **Calathus fuscipes GOEZE.**

Einzelne Mitteldarmkrypte i. Längsschnitt. 75fach vergr.

r: Regenerationsherd, Mitteldarmmutterzellen.
s: Stäbchensaum.
sk: Von den Zellen noch eingeschlossene, fuchsinophile Sekretkugeln.

6. Verschiedene Mitteldarmtypen.

Die morphologische Unterscheidung einzelner Typen liegt allein in der Größe, Form und Zahl der Mitteldarmsäcke.

Ihre verschiedene Länge und Konzentrierung ist so auffallend, daß schon 1824 DUFOUR danaá einzelne Arten zusammenfassen konnte. Er teilte dabei ein:

a) Arten mit streng unterschiedenem, langzottigem Pro- und „granuliertem" Metamesenteron: *Carabus auratus* L., *C. cancellatus* ILLIG., *C. catenulatus F.* und *C. Pyrenaeus.*
b) Arten mit verdicktem Anfangsabschnitt gegenüber dem dünneren Endteil: *Nebria, Elaphrus, Sphodrus, Scarites, Clivina.*
a) Arten mit dicht stehenden Blindschläuchen des Pro- und kurzen des Metamesenteron: *Carabus, Clivina, Cymindis.*
b) Arten mit durchweg sehr kurzen Krypten: *Zabrus, Abax, Ophonus, Sphodrus.*
c) Arten mit sehr langen Krypten: *Omophron.*

Diese Einteilung gibt bereits ein Bild über die Verschiedengestaltigkeit des Mitteldarms der Carabiden. Die eigenen Untersuchungen erfassen daneben weitere von DUFOUR nicht beschriebene, aber für einen Vergleich der einzelnen Typen sowie phylogenetische Schlußfolgerungen unbedingt notwendige, zahlreiche andere Tribus. Mit Hilfe dieser umfassenden Übersicht vermögen wir uns ein einigermaßen vollständiges Bild zu machen.

Die solcherart festgestellten Mitteldarmformen können in eine mutmaßliche Entwicklungsfolge gebracht werden.

Dabei treten uns die Anthiinen wieder als die ursprünglichsten Carabiden mit der geringsten Differenzierung entgegen. Die **ganze Außenfläche** des Mitteldarms ist **mit langen Blindschläuchen besetzt,** deren Zahl und Größe erst vor dem Enddarm abnehmen. — Denselben Zustand treffen wir bei *Pterostichus, Amara, Zabrus, Harpalus, Demetrias* und nach BUGNION (1933) bei *Graphipterus serrator* FORSKAL. *Cicindela* und *Omophron* besitzen als Formen mit dem kürzesten Mitteldarm (Tab. 2) die längsten und am dichtesten stehenden Mitteldarmsäcke, (schon hier also deutlich erkennbar, daß die Fleischfresser (*Cicindela*) längere Krypten haben als die Pflanzenfresser); allerdings variiert ihre Länge bei einigen Phytophagen sehr stark, aber trotzdem werden nie die Werte von *Pterostichus vulgaris* L. (Maxim. 1 vom äuß. Durchm.) oder *Carabus hortensis* L. (1,5) erreicht (*Harpalus aeneus* F. 0,413—0,7, *Amara eurynota* Panz. 0,4—0,7). Besonders kurze Zotten weist *Zabrus* auf, was durch DUFOUR bestätigt wird (s. o.).

Die Broscinen weichen insofern von diesem Typ ab, als die Blindschläuche fast durchweg wärzchenförmig sind. Ihre Länge schwankt nur zwischen 0,12 und 0,25 des Darmdurchmessers, was bei anderen Carabiden weit überschritten wird. Außerdem fällt die starke Kryptenhäufung auf, es kommen 25 auf einen Querschnitt von 15 μ, d. h. 0,99 auf 1 qmm — bei *Harpalus aeneus* F. 10 pro Querschnitt (Anfangszone), *Amara eurynota* PANZ. 4,5 pro 1 qmm —, und diese Zahlen erhalten sich konstant bis zum Dünndarm.

Von diesem morphologisch einheitlichen Mitteldarm führen Übergänge zu einem höherentwickelten Typ, wo **einzelne Abschnitte bevorzugt** ausgebildet sind. *Clivina fossor* L. (Scarit.) zeigt adoral eine Häufung von langen, sich bald verjüngenden, schlauchförmigen Zotten, die an ihrem Ende in knopfförmige Blasen auslaufen. Gegen den analen Teil zu werden sie kürzer und spärlicher. Das hintere Mesenteron besitzt nur noch knopf- bis kugelförmige Auftreibungen, die in geringer Zahl in großen Abständen die Außenfläche bedecken.

Eine ähnliche Bevorzugung der vorderen Partie finden wir bei *Notiophilus*. Die Krypten sind ausgesprochen groß, dafür aber weniger zahlreich.

Auch bei *Leistus* zeigt der proximale Teil eine bessere Entwicklung. Etwas größere Unterschiede treten schließlich bei dem stärker ausgebildeten Promesenteron von *Elaphrus* und *Sphodrus* auf.

Bei *Nebria* sind die Mitteldarmabschnitte bereits derart verschieden, daß man eine oberflächliche Grenze zwischen ihnen festlegen kann. Wie bei den meisten Gattungsvertretern ist auch bei *Nebria brevicollis* F. der Anfangsteil kugelartig aufgetrieben und mit längeren Zotten besetzt als der einen weitaus geringeren Durchmesser aufweisende Restteil. Die Differenzen zwischen den Längen der beiden Kryptensorten sind nicht so groß wie bei *Carabus* (0,96 : 0,81 gegen 1,12 : 0,43 bei *Carabus cancellatus* ILLIG.); Blindschläuche, die in ihrer Ausdehnung die Mitte einnehmen, können zwar mikroskopisch festgestellt werden, sind jedoch nicht allzu zahlreich.

Als Endglied bleibt die Abteilung des hochspezialisierten *Carabus*-Modus bestehen. Hier sind nun **Pro- und Metamesenteron scharf getrennt.** Kaum ein Blindschlauch zeigt eine mittlere Länge, sondern gehört entweder zu der langen oder der „wärzchenförmigen" Sorte. Auch der äußere Durchmesser beider Darmschnitte ist immer derselbe. Außer allen Gattungsvertretern gehören die *Calosoma*- und *Cychrus*-Arten hierher. (Auch *Dytiscus marginalis* L. weist dieselbe äußere Anatomie auf.)

Nachstehende Gruppen können demnach zusammengestellt werden:

1. Zotten lang (0,35 — mehr als 1 v. Durchm.), überall zahlreich, am distalen Ende kürzer und spärlicher:
   Anthiinen: *Anthia cinctipennis* BOH.
   Harpalinen: *Pterostichus, Poecilus, Calathus, Agonum, Amara, Zabrus, Harpalus, Stenolophus, Graphipterus serrator* FORSKAL, *Demetrias atricapillus* L.
   Omophroninen: *Omophron limbatum* F.
   Cicindelinen: *Cicindela hyrida* L.
2. Mitteldarm mit sehr zahlreichen, sehr kurzen Blindschläuchen besetzt, deren Zahl auf der gesamten Oberfläche annähernd konstant bleibt: *Broscus cephalotes* L.
3. Anfangsabschnitt durch stärkere Ausbildung (Anschwellung) bevorzugt:
   Nebria, Leistus, Notiophilus, Elaphrus, Sphodrus, Clivina, Scarites.
4. Mitteldarm in scharf getrenntes Pro- und Metamesenteron mit langen und kurzen Blindschläuchen geteilt:
   Carabus, Calosoma, Sphaeroderus (Cychrin.).

7. Der Umfang des Mitteldarms.

Wurden bei der Untersuchung des Mitteldarms bisher nur die typologischen Unterschiede berücksichtigt, so sind doch auch die dimensionalen von Wichtigkeit, besonders bei Schlußfolgerungen über die Bedeutung dieses Darmabschnitts für die Verdauung.

Am Mitteldarm zeigen sich nämlich die auffälligsten Beziehungen zur Nahrung. Allgemein pflegt ja der Darm bei einer nährstoffärmeren Kost eine größere Oberfläche zu besitzen, was meist mit den Pflanzenfressern zusammenfällt, aber durchaus nicht immer identisch ist, wie die weiter unten erwähnten Möglichkeiten beweisen (Abschn. VI). Eine Ausweitung in radialer Richtung ist zwar vorhanden (bei *Carabus* und *Calosoma* relativ kleinerer Durchmesser, verglichen mit den Harpalinen), aber infolge der Dehnbarkeit des Mitteldarms nicht meßbar (vgl. auch die Kryptenunterschiede). Es bleiben somit nur die Differenzen in der Längserstreckung übrig.

Dazu ist selbstverständlich nur ein Vergleich innerhalb morphologisch gleichwertiger Gruppen zulässig. Von den einzelnen Typen

fassen wir zweierlei Formen zusammen, einmal die Arten mit morphologisch einheitlichem Mitteldarm einschließlich der Nebrinen, die nur unwesentliche Abweichungen in den Messungen ergeben, und zweitens die Carabinen mit deutlich zweigeteiltem Mitteldarm.

Wie aus den Tabellen 1 und 2 hervorgeht, besitzen die rein, überwiegend oder teilweise phytophagen Formen tatsächlich den längeren Darm. Allerdings trifft dies nur zu, wenn man die Mittelwerte zu Grunde legt. Gerade der Mitteldarm zeigt eine derartige Differenz zwischen der minimalen und der maximalen Länge, d. h. zwischen Hungerzustand und maximal beobachteter Ausdehnung während der Füllung, daß bei einzelnen Individuen relative Längenunterschiede selten, d. h. nur zwischen wenigen Arten (s. Tab. 1 u. 2) festzustellen sind. Es bleibt einem nur übrig, auf einen Vergleich allein der Mittelwerte einzugehen, da die Größe des einfachen, mittleren Fehlers zu hohe Zahlenwerte erreicht.

Unter diesem Vorbehalt sei zuerst innerhalb des **ursprünglicheren Typs** (einheitlicher Mitteldarm) auf die verschiedene Darmlänge z. B. von räuberischen Cicindelen, Pterostichinen, Nebriinen und Broscinen gegenüber der der größtenteils pflanzenfressenden Harpalinen, Amarinen und Zabrinen hingewiesen (Tab. 2). Auffallend sind die Differenzen zwischen den Mittelwerten selbst so nahe verwandter Arten wie *Nebria complanata* L. (reiner Räuber) und *Nebria brevicollis* F. (weniger spezialisiert). Innerhalb dieser Mittelwerte von zahlreichen Individuen (gleiche Anzahl hungriger und maximal gesättigter Tiere) bestehen im übrigen lange nicht die Unterschiede, die man z. B. bei Lamellicorniern antrifft.

Die erhaltenen Maße lassen sich mit der oben gegebenen Einschränkung (nur Mittelwerte!) folgendermaßen gruppieren (vgl. Tab. 2!):

1. Rein räuberische Arten, zugleich Tagtiere (außer *Omophron*). Mittel- und Enddarm zusammen bleiben hinter der Körperlänge zurück, Enddarm oft länger als der Mitteldarm.
   Cicindela, Omophron, Graphipterus serrator FORSKAL, *Nebria complanata* L.
2. Fast ausschließlich carnivore Harpalinen, meist Dämmerungs- und Nachttiere. End- und Mitteldarm zusammen wenig länger als der Körper, geringes Übergewicht des Mitteldarms.
   Poecilus, Pterostichus, Broscus, Nebria brevicollis F.
3. Formen, deren Nahrung zum größten Teil aus Pflanzenstoffen besteht, oft rein phytophag (kleine Harpalinen und Amarinen), z. T. auch omnivor. End- und Mitteldarm zusammen bedeutend

länger als der Körper, Mitteldarm im Durchschnitt leicht und z. T. auch stärker überwiegend.
Calathus, Harpalus, Amara.

4. Reine Pflanzenspezialisten. Der Körper besitzt im Mittel nur $^2/_3$ der Ausdehnung von Mittel- und Enddarm zusammen, der Mitteldarm ist dabei überwiegend (länger als der Körper).
Zabrus tenebrioides GOEZE.

Die Gruppe der **eigentlichen Carabinen** (zweigeteilter Mitteldarm) (*Carabus, Calosoma, Cychrus)* scheint einen weitaus wandelbareren Mitteldarm zu besitzen. Neben dem, verglichen mit den Harpalinen, relativ sehr viel geringerem Durchmesser zeigen sich weitere Unterschiede nicht nur in der Gesamtlänge, sondern auch in der Ausbildung des Anfangsabschnitts: lange Blindschläuche bei *Carabus auratus* L., weniger lange dagegen bei *Carabus coriaceus* L. Auffallend ist nun, daß analog dazu bei einem Vergleich des Promesenterons mit dem „granulierten" Metamesenteron sich im Mittel folgendes Verhältnis ergab:

Carabus auratus L.	1 : 0,77
Carabus hortens. L.	1 : 0,96
C. cancellatus ILL.	1 : 1,30
Calos inquisitor L.	1 : 1,32
Carab. granulatus L.	1 : 1,36
Carab. violaceus L.	1 : 1,57
Carab. coriaceus L.	1 : 1,77

Nach diesen Mittelwerten zu urteilen, könnte man für die Tagräuber eine Bevorzugung des Promesenterons, für die schwerfälligen, nächtlichen Aasfresser eine solche des Metamesenterons angeben; leider ist aber auch hier wieder wie bei den unten genannten Zahlen für die relativen Längen die Schwankung zwischen Minimum und Maximum zu groß, um immer bestimmte Werte festzulegen. Wiederum kann man sich mit dieser Einschränkung lediglich an die Mittelwerte halten, bei denen allerdings gewisse Analogien zur Lebensweise nicht zu leugnen sind.

Die aus zahlreichen Messungen gewonnenen Durchschnittswerte lassen, in folgende Gruppen zusammengefaßt, Beziehungen zur Ökologie erkennen (vgl. Tab. 1):

1. Tagräuber, reine Eiweißspezialisten. End- und Mitteldarm zusammengenommen bleiben in der Regel hinter der Körperlänge zurück, der Mitteldarm allein nimmt im Durchschnitt die Hälfte der Körperlänge ein, wobei der Mittelwert des Promesenteron überwiegt:

Sphaeroderus nitidicollis CHEV. (Cychrin.), *Carabus auratus* L.

2. Überwiegend carnivore Dämmerungsräuber. End- und Mitteldarm zusammen etwas länger als der Körper, das Promesenteron im Mittel etwa gleich dem Metamesenteron, Mitteldarm unter $^2/_3$ d. K.
   Carabus hortensis L.
3. Schwerfällige, nächtliche Aasfresser mit nicht allzu großer Spezialisierung. Der Mitteldarm schwankt stark, im Mittel fast so lang wie der Körper, Metamesenteron meist überwiegend.
   Carabus granulatus L., *cancellatus* ILLIG., *violaceus* L., *coriaceus* L.

8. Valvula pylorica und Vasa Malpighi.

Die anale Grenze des Mitteldarms (untersucht wurden *Carabus-*, *Nebria-*, *Notiophilus-*, *Pterostichus-* und *Harpalus*-Arten) bildet ein Wall von sechs Wülsten, der „Pyloruswall" (Abb. 9). Die hier wieder auftretende Chitinintima erhebt sich ziemlich kurz nach ihrem Beginn, biegt dann um und kehrt wieder zurück, so das hohe, sehr eng geschachtelte Zylinderepithel bogenförmig umfassend.

Zwischen den sechs Wülsten münden die Malpighischen Gefäße, also an der Grenze von Mittel- und Enddarm. Nach DEEGENER

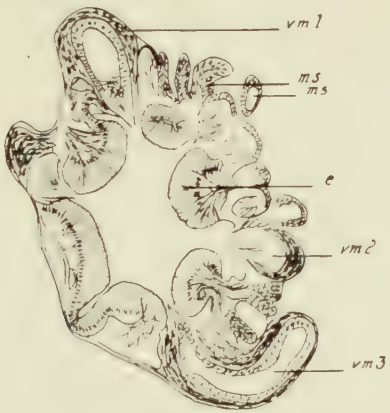

Abb. 9. **Carabus coriaceus L.**
Valvula pylorica quer, 25 fach vergr.

e: Epithel.
vm: Malpighische Gefäße.
ms: Mitteldarmsack.

(1913) ‚scheinen sie in den Enddarm zu münden'; nach v. GORKA (1914) gehören sie bei *Gnaptor spinimanus* P. (Tenebrionid.) morphologisch und physiologisch dem Mitteldarm an. Den sich widersprechenden Ansichten ist zu entnehmen, daß die Mündungsstellen wahrscheinlich nicht bei allen Käfern an der gleichen Stelle lokalisiert sind. Bei den hier untersuchten Carabiden befinden sie sich übereinstimmend genau in der Mitte der Valvula, können also höchstens neben einem unvollständigen Wall liegen und nicht unterhalb desselben (Gegensatz zu BESS [1935]). Je zwei öffnen sich an benachbarten Ausbuchtungen, sodaß zwei gegenüberliegende dünne Stellen übrig bleiben, die für das Eintreten zwei weiterer Gefäße präformiert sind, was vielleicht früher einmal der Fall gewesen ist. Diese Vermutung teilt MARCUS (1930); er hält die Vierzahl der Malpighischen Schläuche für eine rudimentäre Erscheinung. Diese Theorie erfährt eine weitere Stützung dadurch, daß es primitive Carabiden gibt, bei denen zwei weitere Gefäße ausgebildet sind (vielleicht rückgebildet?), nämlich *Graphipterus serrator* FORSKAL (BUGNION). Leider liegen sonstige Angaben oder Bestätigungen hierüber nicht vor.

Bei der Hauptzahl der Carabiden sind die erwähnten Organe jedoch in der Vierzahl vorhanden. Die Farbe ist nur bei *Zabrus* meist weiß, bei den andern Arten ist lediglich der Anfang farblos, der Rest aber bräunlich infolge der durchschimmernden Stoffballen. Die Gefäße umspinnen zuerst den Mitteldarm und legen sich dann um den Enddarm. Je zwei gehen ineinander über bei *Cicindela, Clivina, Lebia* und *Dromius,* alle vier bei *Carabus* und *Calosoma;* sie enden nicht blind, wie es MARCUS annimmt (STAMMER [1934]).

Was den feineren Bau anbetrifft (*Carabus cancellatus* ILLIG., *Pterostichus vulgaris* L.), so finden wir eine Außenmembran, eine dünne Muskularis, eine Basalmembran und das Epithel. Diese Membran scheint sehr dauerhaft zu sein, bei Mazerationen, die den Mitteldarm vollständig zerstören, bleibt sie noch lange erhalten. Das Epithel ist an der Gefäßmündung hochzylindrisch und glatt, wird aber dann kubisch mit runden Kernen und trägt einen Stäbchensaum. In Anfangsstadien mit vier bis zehn Zellen ist dieser gut erhalten, geht aber später oft verloren. In Längsschnitten erscheint das mit dunklen Exkretkörnern angefüllte Epithel in den Zellgrenzen tief eingebuchtet.

Sehr weite Teile der Malpighischen Gefäße liegen dem Rectum auf, nirgends dringen sie jedoch unter die Muskelschicht. Dieser Befund bestätigt vollkommen die Ansicht BIEDERMANNS (1921), der dies als wahrscheinlich angab.

9. Pylorus und Dünndarm.

Die mit Zähnchen besetzte Chitinlamelle der Valvula setzt sich auf einem allmählich größer werdenden, jetzt gefalteten Epithel fort. Der rotgelbe Ton, den diese an ihrer bestausgebildeten Stelle angenommen hatte, verschwindet langsam. Der zwischen der Valvula und einem Pylorus gelegene kurze Dünndarmabschnitt verschmälert sich immer mehr. An einer Biegung des Darmes versperrt sodann der eigentliche Pylorus fast das ganze Lumen. Sechs mit Zähnchen bewehrte Falten wölben sich hier vor. Distal davon wird die Intima wieder glatt. Die sechs Riegel aber setzen sich nun in die glatten Aufwölbungen des Dünndarms fort. Auch die Muskeln verlieren stetig an Stärke.

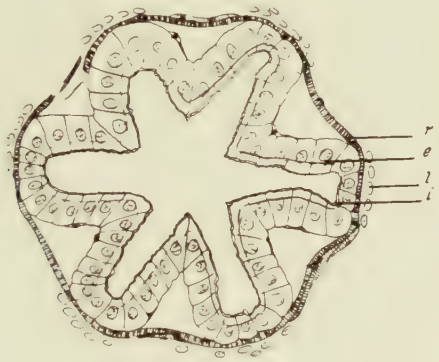

Abb. 10. **Harpalus aeneus F.**

Ileum quer. Etwa 100fach vergr.
e: Epithel.
i: Chitinintima.
l: Längsmuskeln.
r: Ringmuskeln.

Zwischen den Darmepithelzellen am Grunde kleinere Basalzellen (vgl. Text!).

Der Dünndarm, dessen bei Carabinen nicht unbeträchtliche Länge seine Bedeutung unterstreicht, ist bei allen Arten übereinstimmend in die sechs Längsfalten zerlegt (Gatt. *Cincindela*, *Carabus*, *Pterostichus*, *Broscus*, *Bembidium*, *Calathus*, *Amara*, *Harpalus*, *Demetrias*). Jene greifen weit ins Lumen hinein und bilden dadurch eine Vergrößerung der Darmfläche (Abb. 10). Die Chitinintima ist glatt, farblos und von

gleichmäßiger Dicke; nirgends zeigen sich Poren. Die Stärke beträgt nur $^1/_3$—$^1/_5$ derjenigen des Ösophagus, ist also verhältnismäßig gering. Das Auffallendste am Dünndarm ist jedoch sein Epithel. Es sind zylindrische Zellen mit großen ovalen Kernen. Eine Längsstreifung in zum Darmlumen radialer Richtung ist festzustellen. An der Basis erscheinen zwischen dem hohen Zylinderepithel bisweilen kleine, pyramidenförmig eingeengte Zellen eingeschoben, deren spindelförmige Kerne jedoch nur selten zwischen den Wandzellen eingelagert, sondern meist außerhalb des zusammenhängenden Epithels lokalisiert sind. Nur von jenen pyramidenartigen Zellen scheint im Enddarm die Basalmembran gebildet zu werden. Außerhalb der Basalmembran liegende Kerne, wie sie RUNGIUS (1911) an *Dytiscus* beschrieben hat, und auch deshalb ihre bindegewebige Herkunft für wahrscheinlich gehalten hat, konnten dagegen bei den untersuchten Carabiden nicht beobachtet werden. Die auf die Basalmembran folgende quergestreifte Ringmuskulatur ist gleichmäßig dick, die Längsmuskulatur immer nur an den Rinnen zwischen den Falten in je einem, also zusammen sechs, kompakten Strange angeordnet.

Der Dünndarm weist den gesamten Beobachtungen zufolge unbedeutendere Abweichungen innerhalb der Familie der Carabiden auf als der Mitteldarm. Und doch läßt die geringere Epithelentwicklung bei Pflanzenfressern (*Harpalus aeneus* F.) bereits auf eine untergeordnete Bedeutung schließen, was dann durch die vergleichenden Längenmessungen bestätigt wird: der Enddarm[1]) verhält sich bei dem räuberischen *Graphipterus serrator* FORSKAL zum Mitteldarm wie 1 : 0,64, bei *Zabrus tenebrioides* GOEZE aber wie 1 : 2. Die reinsten Fleischfresser sind demnach durch ein Übergewicht des letzten Darmabschnittes ausgezeichnet, wie es z. B. auch die Cicindelen sehr schön zeigen (Tabelle 2)[2]). Selbst innerhalb der Gattung Carabus ist gleichlaufend mit dem Übergang zu den Aasfressern (*Carabus violaceus* L.) eine Abnahme der Enddarmlänge zugunsten des Mitteldarms zu erkennen, dessen Größenzunahme wiederum, wie wir gesehen haben, für Pflanzenfresser (*Zabrus*) charakteristisch ist; noch bei *Carabus auratus* L. an Länge hinter dem Enddarm zurückbleibend, dominiert der Mitteldarm desto mehr, je weiter man sich den weniger

[1]) Das Rectum ist für den Längenvergleich ohne Ausschlag, vom Enddarm variiert nur der Dünndarm.

[2]) Allerdings ist der mittlere Fehler und damit die Differenz zwischen der kleinsten und der größten beobachteten Länge derart groß, daß hier meist nur, wie auch beim Mitteldarm, die Durchschnittswerte berücksichtigt werden können.

räuberischen, aasfressenden *Carabus*-Arten nähert (Tabelle 1)[2]). — Ein ähnliches Verschieben des Verhältnisses zum Vorteil des Mesenterons tritt uns in viel ausgesprochenerem Maße bei den coprophagen Lamellicorniern entgegen, die ja aber auch viel weiter spezialisierte Vegetarier darstellen (Tabelle 3).

10. Rectum.

Das Ende des Dünndarms bezeichnet ein Pylorus mit gut entwickelter Ringmuskulatur. Die sechs Falten werden dabei zunächst ausgezogen und wölben sich dann als Wülste ins Innere vor, so, ein starkes Ventil darstellend. Danach tritt das Epithel zurück und bildet nur mehr kleine, kubische Zellen wie im Vorderdarm.

Das anschließende Rectum ist ein dehnbarer, voluminöser Raum mit niedrigem, kubischem Grundepithel. Das Charakteristische sind die sog. Rectalpapillen (Rectal glands, rectal pads), sechs ovale bis runde Buckel mit hohen Zylinderzellen. Sie stellen ein systematisches Merkmal dar, das für alle untersuchten Carabiden einschließl. der Cicindelen zutrifft (fehlen aber den Dytisciden!). Bekannt waren sie bisher von vielen Insektenordnungen, Dipteren, Aphanipteren, Orthopteren, Neuropteren, Hymenopteren usw. (WEBER, TONKOV, GRELL, WEIL [1925—38]). Wie vereinzelt und unvollständig aber die Angaben über ihr Auftreten bei Coleopteren waren (BORDAS [1914]: „glandes rectales" bei *Carabus coriaceus* L., WIGGLESWORTH [1932]): „Rectal glands" bei *Pterostichus vulgaris* L.), erhellt die Arbeit von v. LENGERKEN, der 1922 schreiben mußte, daß Rectaldrüsen „bisher nur für *Silpha* angegeben seien, und auch das noch unsicher" (S. 246). Die Untersuchung dieser Organe bei den Carabiden dürfte also nicht nur die Anatomie dieser einen Familie klarstellen, sondern zugleich durch die Erweiterung der Kenntnisse über ihre Verbreitung begründete Schlüsse auf ihre Funktion auch bei anderen Insektengruppen zulassen (vgl. Verbreitung, VI, 4 b).

Die äußere Gestaltung dieser Papillen ist wie die der anderen Darmteile Variationen unterworfen. Bei primitiven Formen (*Anthia*, *Omophron*) ist der Umriß kreisrund, etwas langgezogen bei *Elaphrus*, *Notiophilus*, *Leistus*, *Amara*, *Harpalus*, *Stenolophus*, und elliptisch bei *Nebria* und *Calathus*. Länglich-ovale Papillen sind kennzeichnend für *Graphipterus*, *Agonum*, *Pterostichus vulgaris* L., die allerlängsten

schließlich für *Pterostichus niger* SCHALL., *Carabus, Calosoma* und *Cicindela,* aber auch *Zabrus.*

Ebenso wechselt die Anordnung. Die kreisrunden Rectaldrüsen von *Anthia* stehen in zwei Ebenen übereinander, dabei die darunterliegende immer unter einem Zwischenraum. Auch für den rein fleischfressenden *Graphipterus serrator* FORSKAL wird dieser offenbar primitive Bau angegeben. Unter den Harpalinen kehrt er bei *Stenolophus* und kleineren *Amara*-Arten wieder. Meist tritt bei ihnen aber ein Verschieben der beiden Kreise zwischen einander auf, derart, daß die untere bzw. obere Papille sich mehr oder weniger in die Lücke zwischen zwei anderen hineinschiebt. Ähnliches zeigen in verschiedenen Stadien große und mittlere *Amara, Calathus, Elaphrus, Notiophilus, Leistus, Nebria* und *Bembidium.* Im letzten Stadium werden dann alle sechs Rectaldrüsen parallel nebeneinander gelagert angetroffen. Diese Lage ist nur möglich, bzw. bedingt, durch eine langgestreckte, schmale Form. Dieser letzte Zustand ist charakteristisch für *Omophron, Zabrus, Agonum, Pterostichus, Broscus, Carabus, Calosoma, Cicindela.*

Die beiden Betrachtungsweisen, nach Umriß und nach Anordnung, offenbaren eine auffallende Parallelität zwischen hochstehenden Räubern und dem Pflanzenfresser *Zabrus.* Eine Erklärung dieser zweifellos konvergenten Erscheinung kann nur dahin gehen, daß unabhängig von den hochstehenden Carnivoren eine Spezialisierung der Rectalpapillen gleichzeitig auch bei Pflanzenfressern eingetreten ist. Bei anderen ökologischen Bedingungen trifft man in diesem Fall eine Ausbildung an, die sonst nur bei stammesgeschichtlich höherstehenden Formen vorgefunden wird. Eine andre Erklärung kann es nicht geben, denn niemand wird behaupten, die Zabrinen reichten in phylogenetischer Hinsicht an bestimmte Carabinen heran.

Die Histologie ist wiederum bei allen Arten gleich. Übereinstimmend sehen wir in der Aufsicht eine kräftige, gelbe Leiste um das Papillenoval herumziehen. Dieses erscheint entsprechend den Zellgrenzen wabig strukturiert. In einer tieferen Ebene verästeln sich Tracheenbäume und scheinen als Tracheolen an jeden Ort des Organs zu treten.

Die Chitinschicht ist glatt und nirgends porös. Auffallend wie ihre geringe Dicke über den Rectalpapillen selbst sind die Vorwölbungen über je einer sechseckigen Epithelzelle. In letzterem Fall hat sich lediglich die Intima der unterliegenden Zelle angepaßt, ohne dabei an irgendeinem Punkte verdickt zu sein.

Auch in Bezug auf Muskeln und Epithel zeigen sich innerhalb der Carabiden keinerlei Unterschiede (*Cicindela hybrida* L., *Carabus granulatus* L., *Pterostichus niger* SCHALL., *Calathus fuscipes* GOEZE, *melanocephalus* L., *Bembidium lampros* HBST., *Harpalus aeneus* F., *Demetrias atricapillus* L.). — Die Form des Rectumquerschnitts wird naturgemäß von der Papillenanordnung bestimmt, also rund bei den Arten mit sechs nebeneinander liegenden Papillen, dreieckig bei solchen, die in zwei getrennten Ringen gruppiert sind, und vier- bis fünfeckig bei ineinander geschobenen Papillen. — Außen legen sich

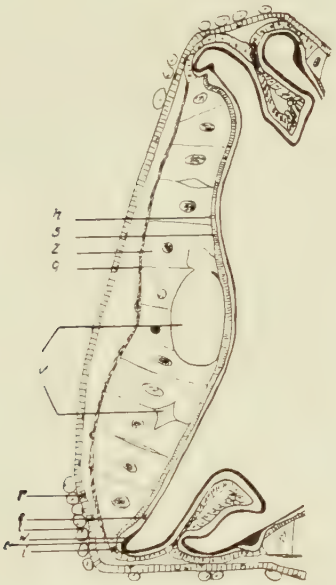

Abb. 11. **Harpalus aeneus F.**

Einzelne Rectalpapille quer. Vergr. ca. 180fach.

c: gebräunte Chitinaußenschicht.
e: fuchsinophile, farblose Chitingrundschicht.
g: „Grundepithel".
h: birnförmige Hohlräume im Stäbchensaum.
i: interpapillares Darmepithel.
l: Längsmuskeln.
r: Ringmuskeln.
v: Vakuolen zwischen den Zellen.
w: Chitinwulst.
z: Zylinderepithel der Papillen.

wie im Dünndarm in regelmäßigem Abstande sechs Bündel von Längsmuskeln an, wohingegen die quergestreiften Ringmuskeln geschlossen den ganzen Darm umfassen. Über dem nach innen folgenden, niedrigen, kubischen Epithel befindet sich nur innerhalb der sechs Papillen eine zweite Zellschicht, die von den eigentlichen Drüsenzellen gebildet wird. Wahrscheinlich haben sich diese aus dem Verbande der übrigen Darmzellen gelöst, um ihrer besonderen Funktion gerecht zu werden. Die Kerne dieser Zellen sind spindelförmig und auffallend groß. Das sehr reichlich vorhandene Plasma ist radial gestreift, außerdem meist an der dem Darmlumen zugekehrten Seite dunkler. In dem aufsitzenden Stäbchensaum läßt sich regelmäßig, etwa pro Zelle ein birnförmiger Hohlraum feststellen, wobei die auseinander gedrückten Stäbchen einen Flüssigkeitstropfen einzuschließen scheinen (Abb. 11).

Das Charakteristische der Papillen stellen aber zweifellos die Tracheen dar, da diese bei allen gleichnamigen Gebilden der Dipteren und Neuropteren in verstärkter Form wiederkehren. Wie schon oben gezeigt wurde, treten im Proventrikel Tracheen in die Leisten hinein, ohne jedoch zwischen das Epithel zu dringen, im Rectum dagegen wachsen sie direkt zwischen die Drüsenzellen, um sich scheinbar unmittelbar an einen der zahlreichen Interzellularräume anzulegen; jene durchziehen die ganze Papille und schieben sich dabei allenthalben in das Gewebe hinein. Nach den Beobachtungen ist eine Kommunikation von Interzellularen und Tracheolen mehr als wahrscheinlich.

Die Rectalpapillen der Carabiden zeigen die größte Ähnlichkeit mit den gleichnamigen Organen von *Panorpa communis* L. (GRELL 1938). Hier wie dort ein zweischichtiges Drüsengewebe mit reichlicher Tracheendurchflechtung. Während jedoch bei *Panorpa* infolge der stärkeren Tracheenäste die oberen, eigentlichen Drüsenzellen von dem kubischen Grundepithel in der Mitte abgehoben werden, derart, daß ein prismenförmiger Hohlraum entsteht, sind bei den Carabiden die eigentlichen Drüsenzellen von dem darunter liegenden Epithel durch keinen Zwischenraum getrennt.

Der letzte, kurze Teil des Enddarms, das „Rectum ohne Papillen", Analdarm (intestin anal), ist durch keinen Pylorus vom vorhergehenden Abschnitt getrennt. Wie im interpapillaren Teil des Rectums ist das Epithel stark gefaltet, plasmaarm und kubisch, und von dickem Chitin bedeckt: *Carabus granulatus* L., *Harpalus rufipes* DEG. In vielfachen Zacken und Vorsprüngen zerteilt die Darmwand das Lumen. Gegen den After zu werden die Falten schließlich so groß, daß der Verdauungskanal annähernd geschlossen wird. Gleichzeitig schwillt die Ringmuskulatur zu außerordentlicher Mächtigkeit an.

11. Die Pygidialdrüsen.

Allen Carabiden eigen sind ein Paar Anal-, besser Pygidialdrüsen, die neben dem After münden. Sie bestehen aus drei Teilen (vier, wenn man den Kanal von der eigentlichen Drüse zum Reservoir gesondert betrachten will), nämlich der „Pygidialdrüse" selbst mit ihren einzelligen Drüsenzentren, dem muskulösen, mit kleinen parallelen Wandfalten versehenen Reservoir und dem Ausführgang.

DIERCKX (1899) teilt in seiner ausführlichen Arbeit über diese Organe die Carabiden in zwei Gruppen: solche mit einfachem Egestionskanal (Carabinen und *Chlaenius velutinus* DFTSCHM.) und solche mit doppeltem (Harpalinen).

(Diese Drüsen sondern ein nach Buttersäure riechendes Sekret ab, das sämtlichen Carabiden den eigenartigen Duft verleiht.)

VI. Physiologie des Darmkanals.

Die zahlreichen Unterschiede, die bei der Morphologie der sich auf verschiedene Art ernährenden Formen einander gegenübertreten, werden erst bei Betrachtung ihrer physiologischen Bedeutung verständlich. Die Aufgabe, die den einzelnen Darmteilen bei der Bearbeitung der Nahrung zufällt, bildet die Brücke zwischen der anatomischen Struktur und der speziellen Lebensweise. Soweit wir imstande sind, uns mit Hilfe der Untersuchungen ein annähernd vollständiges Bild von dieser Verdauungstätigkeit zu machen, kann dieses zur Erklärung des abweichenden histologischen Aufbaus dienen.

1. Die Aufgaben des Vorderdarms.

a) Verdauungsvorgänge im Pharynx.

Im Gegensatz zu der reich mit Sinnesorganen versehenen Mundhöhle, deren mechanische Aufgaben aus dem Vorhandensein des chitinigen Gaumens ohne weiteres ersichtlich sind, kann beim Pharynx eine Aufschließung der Nahrung nicht ohne weiteres angenommen werden. Fermentbildung wurde wie im gesamten Vorderdarm auch hier nirgends beobachtet, was vollkommen übereinstimmt mit dem Fehlen der sonst meist vorhandenen Speicheldrüsen (Lamellicornier, Hydrophiliden). Angesichts der umfangreichen Ringmuskulatur dürfte der Pharynx als ein zuleitender Darmabschnitt nur imstande sein, eine selbständige Weiterbeförderung der Nahrung durchzuführen; eine eigene Verdauungstätigkeit kommt ihm dagegen nicht zu.

b) Die Tätigkeit des Kropfes.

Nach eigenen Beobachtungen enthält der Kropf bei den Harpalinen und Omophroninen einen Flüssigkeitsbrei mit je nach der Nahrung mehr oder weniger kleineren Nahrungsteilchen. Bei den Carabinen fehlen (infolge ihrer extraintestinalen Verdauung) jegliche, mit schwächerer Lupe noch erkennbare Reste.

Die morphologisch stärkere Differenzierung der distalen Partie bei Cicindelen und Omophroninen (im Gegensatz zu Carabinen und Harpalinen auffallend plasmareiches, großkerniges Epithel!) dürfte mit der höheren Spezialisierung zusammenhängen.

c) Die physiologischen Bedingungen für die morphologisch verschiedene Ausbildung des Proventrikels.

aa) Ursprüngliche Funktion des Proventrikels.

Wie man aus der morphologischen Ausgestaltung, besonders der umfangreichen Ringmuskulatur am ehesten schließen kann, dient der Proventrikel bei der ursprünglichen, räuberischen *Anthia cinctipennis* BOH. vornehmlich als zeitweiliges Abschlußorgan gegen den Mitteldarm und zur Vorwärtsbewegung der Nahrung. Die immer analwärts gerichteten Chitinborsten dürften dabei ein Zurückgleiten der letzteren verhindern. Daneben kann eine Reusentätigkeit jedoch nicht abgeleugnet werden, während allerdings im Hinblick auf andernorts beschriebene „Kauleisten" (Nebriinen, Ipiden!) und auf die flüssige Konsistenz der aufgenommenen Nahrung die Annahme einer wesentlichen Kautätigkeit nicht gerechtfertigt erscheint.

Im übrigen ist es sehr bezeichnend,, daß bei *Broscus* ebenfalls dieser selbe ursprüngliche Typ des Proventrikels vorliegt. Man geht deshalb wohl nicht fehl, die Art der Ernährungsweise dieses auch sonst merkwürdig abweichenden (Mitteldarm!) Carabiden als eine primitive Stufe anzusehen.

bb) Bedeutung des reduzierten Proventrikels.

Ein aequisetoser Proventrikel zeichnet weiter noch die Pflanzenfresser bzw. diejenigen Carabiden aus, die eine Vorliebe für pflanzliche Kost zeigen. Bei ihnen findet sich morphologisch eine Reduktion der Wülste (Oberflächenvergrößerung sekundär rückgängig gemacht!), vor allem aber eine solche der Ringmuskulatur. Wie eigene Beobachtungen am gefüllten Kropf von *Zabrus tenebrioides* GOEZE ergeben haben, ist dort der Proventrikel nicht mehr imstande, den Nahrungsbrei vom Mitteldarm abzuschließen; der Cardialsphinkter muß an seine Stelle treten. Nach der als Rückbildung zu deutenden Morphologie und der eben geschilderten physiologischen Bedeutungslosigkeit kann man zweifellos annehmen: der Proventrikel der Pflanzenfresser stellt ein Organ ohne ersichtliche Funktion dar.

Ein Vergleich mit anderen typisch vegetarischen Käfergruppen wie z. B. den Lamellicorniern, Chrysomeliden, Cerambyciden, vielen Tenebrioniden und Hydrophiliden zeigt, daß dort überhaupt kein Proventrikel mehr ausgebildet wird. Bei Fleischfressern dagegen wie Dytisciden, Carabiden, Silphiden, ist er vorhanden, ebenfalls bei den holzfressenden Ipiden, was bei diesen wohl mit der widerstandsfähigeren Nahrung zusammenhängt. Allein die Tatsache seines Vorhandenseins sogar bei phytophagen Carabiden deutet auf die früher sicher allen Arten zukommende carnivore Lebensweise hin.

cc) Bedeutung des spezialisierten Proventrikels.

Bei den höherstehenden Carabiden ist die Muskulatur und die Borstenbekleidung der Chitinschicht weitaus besser entwickelt als bei den vorigen Arten. Es dürfte dies mit der Hauptfunktion des Proventrikels als eines Abschluß- und Förderorgans zusammenhängen.

Daneben ist jedoch bei diesen Carabiden eine auffallende Tendenz zur Entwicklung glatter Intimalabschnitte festzustellen. Bei vielen Harpalinen und Pterostichinen noch nicht so ausgesprochen, führt dies bei *Carabus* und *Calosoma* zu jenen aufgelagerten Chitinlamellen der Wulstoberseite (Abb. 2a). Wie nun an *Carabus cancellatus* ILLIG. beobachtet wurde, waren vor dem Beginn dieser Platten, die bezeichnenderweise die engste Stelle des Proventrikels bilden, noch mikroskopisch sichtbare Nahrungsteilchen vorhanden; sie fehlten dagegen unterhalb derselben. Ein Zerreiben von Nahrungsteilchen zwischen diesen Lamellen könnte demnach wohl kaum abgeleugnet werden, ein intensiveres Kauen dürfte hingegen nicht in Frage kommen.

Zwangsläufig taucht dazu die Frage auf, warum dies gerade bei Arten eintritt, die eine wirklich nachweisbare extraintestinale Verdauung zeigen, also doch nur weitgehend verflüssigte Stoffe aufnehmen. Im Hinblick auf diese Tatsachen kann man lediglich annehmen: parallel mit der spezialisierten Verdauung findet bei den höherstehenden Carabinen die größtmögliche Ausnutzung der Nahrung statt; dies ist zum Teil auch dem Proventrikel zuzuschreiben, der neben der Funktion der Nahrungsbewegung und des Durchseihens (Chitinhaare) noch infolge seiner härteren Intimalabschnitte ein Zerreiben ermöglicht.

Der dargestellte Proventrikel-Typ scheint mit der immer noch verhältnismäßig dünnen Chitinschicht irgendwelche Beziehung zu der extraintestinal vorverdauten Nahrung zu besitzen. Im Gegensatz hierzu steht dasselbe Organ bei der Imago von *Dytiscus marginalis*

L., das auffallenderweise ungleich umfangreichere, kräftigere Kaupartien besitzt, wobei aber keine extraintestinale Verdauung stattfindet.

Eine ähnliche Zerreibetätigkeit dürfte auch den messerartigen Nebenleisten von *Cicindela* und den Wulstkeilen der Nebriinen zukommen. Der vielfach untergegliederte Proventrikel von *Nebria* zeigt in diesem Zusammenhang die höchste Vollkommenheit. Die kräftige Chitinschicht, deren Mächtigkeit bei den übrigen Carabiden nirgends wieder erreicht wird, ermöglicht im Verein mit der starken Ringmuskulatur ein sehr wirksames Zerdrücken selbst der feineren Nahrungsteilchen. Wahrscheinlich können bei dem Zerquetschen in longitudinaler Richtung die keilförmigen Vorderabschnitte der Leisten in die Hinterabschnitte der gegenüberliegenden eingreifen, die eine entsprechende muldenförmige Rinne aufweisen (Abb. 5). Dadurch sowie durch die seitlichen Seihborsten, ferner die vorgeschalteten Eingangsklappen und die abschließende Cardia ist ein Entweichen der Nahrung in größtmöglichem Maße verhindert.

dd) Die dem Proventrikel bei allen Carabiden zufallende Rolle während des Verdauungsvorgangs.

1. Die bei allen Carabiden durch Oberlippe und Gaumen zermahlenen und im Kropf mit den Darmfermenten durchmischten Stoffe (die bei den Carabinen mit extraintestinaler Verdauung schon außerhalb des Körpers weitgehend zersetzt werden!) werden im Proventrikel zunächst **von allen größeren Partikeln befreit, bei primitiveren Arten nur durch „Haarreusen", bei höheren daneben auch durch Zerreiben.**

2. In der Hauptsache dürfte der Proventrikel mit Hilfe seiner umfangreichen Ringmuskulatur als Ventil dienen, das die **Stoffbeförderung in den Mitteldarm bewirkt und regelt.** Wie auch schon THIEL (1936) wahrscheinlich machte, liegt es nahe anzunehmen, der Proventrikel presse seinen jeweiligen Inhalt in den Mitteldarm hinein, da ja dieser von sich aus infolge der minimalen Eigenmuskulatur nicht in der Lage sein dürfte, Nahrungsmassen aktiv heranzuholen. Bei pflanzenfressenden Formen aber ist der Proventrikel mit der spärlichen Ringmuskulatur nicht mehr imstande, als wirksamer Verschluß gegen den Mitteldarm, geschweige als Reuse zu dienen (wahrscheinlich übernimmt hier die Cardia die Abschlußfunktion anstelle des rückgebildeten Proventrikels).

2. Physiologie des Mitteldarms.

a) Allgemeine Bemerkungen über Anpassung an nährstoffärmere Nahrung.

Bevor auf die Verdauungsvorgänge im Mitteldarm eingegangen wird, sollen noch einmal kurz die Mittel erwähnt werden, in denen die Pflanzenfresser einen Ausgleich für ihre nährstoffärmere Nahrung besitzen.

Die morphologischen Untersuchungen haben für phytophage Carabiden einen im Mittel längeren Mitteldarm ergeben, aber kürzere Mitteldarmsäcke. Damit findet man den Zustand verwirklicht, der meist zuerst als Charakteristik eines Pflanzenfressers hingestellt wird, die **Vergrößerung der Resorptionsfläche in der Längsrichtung.** Auch die zweite Möglichkeit, eine **Ausweitung des Darmrohrs in radialer Richtung** durch Zotteneinstülpung, Faltenbildung und Mitteldarmsäcke ist bei Carabiden anzutreffen; zwar zeigt sich hierbei keine Bevorzugung der Phytophagen betreffs der Ausstülpungen, wohl aber in Bezug auf den Darmdurchmesser (gering bei *Carabus* und *Calosoma*, groß bei Harpalinen, V, 7).

Dieser **Änderung der Darmwand** treten Mittel gegenüber, die auf einer **schnelleren Verdauung** basieren ohne Vergrößerung der Resorptionsfläche (manche Mollusken). Der Nährstoffreichtum wird hierbei durch eine erhöhte Quantität aufgewogen, die in großer Geschwindigkeit den Darm passiert; im Verlauf zeigt sich weiter der Kropf verkleinert oder er fehlt. Ein Beispiel dafür bildet die Schmetterlingsraupe, die trotz ihrer Pflanzenkost einen gerade gestreckten, glatten Darm aufweist.

Alle genannten Einrichtungen ermöglichen eine intensivere Resorption, die endlich auch dadurch erreicht werden kann, daß sich das Verhältnis der beiden Verdauunsphasen, Sekretion und Resorption, verschiebt. Meist entspricht dies der obengenannten Vergrößerung der Resorptionsfläche, es kann jedoch auch unabhängig von der Morphologie die **Ferment-Zusammensetzung eine andere** sein.

Von den erwähnten Möglichkeiten sieht man die Vergrößerung der Oberfläche bei Carabiden verwirklicht. An *Harpalus aeneus* F. und *Amara curynota* PANZ. läßt sich außerdem ein schnelleres Passieren der Nahrung beobachten.

Auf das Verhältnis der Sekretion zur Resorption und die Fermentzusammensetzung soll etwas näher eingegangen werden. Dazu sei die Definition von HIRSCH (1926) zugrundegelegt, nach der Sekretion die „Erzeugung eines Überflusses an plasmafremdem Stoff in einer Zelle und seinen Trans-

port nach außen (oder dauernde Ablagerung im Inneren)" darstellt; die verschiedenen Vorgänge der Resorption werden in Diffusion (Vorstufe der „echten" Resorption) oder „Molekelpermeation", in „Kolloidpermeation" und Resorption von Teilchen über 0,1 μ Größe (Phagozytose, intraplasmatische Verdauung) eingeteilt.

b) Fütterungsversuche zur Klärung der Sekretion und Resorption.

aa) Sekretion.

1. Sekretabscheidung und Regeneration.

Folgende Probleme sind es vor allem, die in der Physiologie des Mitteldarms eine Rolle spielen:

a) welche Zellen sezernieren?
b) welche resorbieren?
c) können beide Tätigkeiten von derselben Zelle ausgeführt werden?
d) scheidet jede Zelle nur einmal Sekret ab oder mehrmals?
e) wie erfolgt ihre Regeneration?

Zur Klärung dieser Fragen wurden einige Arten (*Harpalus aeneus* F., *Amara eurynota* PANZ., *Pterostichus niger* SCHALL., *Calathus fuscipes* GOEZE) mit Eisen (als Ferrum oxydatum saccharatum gereicht) oder Kongorot (durch Säuren fixierbar) gefüttert und nach Fixierung (Näheres siehe im Abschnitt II) histologisch untersucht.

Als Beispiele seien hier zunächst die Serienschnitte einiger Exemplare herausgegriffen, an denen vor allem einzelne histologische Veränderungen (speziell die **Sekretabscheidung und Regeneration)** untersucht wurden.

(Die im folgenden verwandten Untersuchungsobjekte hatten vorher sechs Tage gehungert, um Nachwirkungen der vorigen Verdauungsperioden auszuschalten.)

Harpalus aeneus F., 2 Stunden nach Beginn der Fütterung fixiert:
In der vorderen Mitteldarmhälfte ist das Epithel niedrig, freie Sekretkugeln treten auf. Der Stäbchensaum ist nur in den Mitteldarmsäcken erhalten; diese zeigen an den Mündungen kleine Blasen abgeschlossenen „Kryptenhalszellensekrets". — Im distalen Mitteldarm kommuniziert das Innere der weit vorspringenden Blindsäcke mit dem Darmlumen. Jegliche Vakuolen fehlen von jetzt ab analwärts. Unter dem Vorschieben der Kryptenzellen scheint die Regeneration des Hauptepithels vor sich zu gehen. Die lebhaft sezernierende Darmoberfläche hört plötzlich mit dieser Tätigkeit auf, mit dem Höherwerden stellt sich auch der Stäbchensaum wieder ein.

Nach 24 Stunden (*Harpalus aenus* F.):

Es ist dieselbe lebhafte Sekretion zu beobachten, aber jetzt unterbrochen von in Ruhe befindlichen Komplexen. Die Zotten zeigen ganz vereinzelt noch kleine Sekretblasen, sonst sind sie sehr gedrungen und völlig von Gewebe ausgefüllt. Augenscheinlich wird von ihnen jetzt nur ‚regeneriert'. Interessant ist die Anwesenheit von einen Stäbchensaum tragenden Zellen neben solchen ohne ihn. Überhaupt schieben sich immerfort Ruhestadien dazwischen, die der Resorption dienen. Bei der Sekretion wandern die Kerne etwas nach oben in eine hellere Partie hinein. Teile der oberen Zelhälften schnüren sich alsbald als Kugeln ab.

Ebenso wie hier also ein Ablösen von Sekretions- und Ruhephasen festgestellt wird, trifft dies auch für andere Carabiden zu. So traten auch bei *Pterostichus niger* SCHALL. beide Perioden in ähnlicher Ablösung auf, ferner konnten an *Amara eurynota* PANZ. und *Calathus fuscipes* GOEZE Vorgänge ganz entsprechend den oben beschriebenen beobachtet werden. Da ferner die Untersuchungen v. LENGERKENs an *Carabus auratus* L. ähnliches ergaben, darf man verallgemeinernd für die untersuchten Gattungen feststellen:

1. Aus dem Kryptenregenerationsherd wandern die Zellen unter steter Sekretabscheidung (zuerst als „Halszellensekret") gegen das Lumen.

2. Bei Hunger ergießen sich die abgegebenen Stoffe in den eigentlichen Darm.

3. Die Mündungen der Mitteldarmsäcke werden weit vorgewölbt und die durch fortdauernde Sekretion erschöpften Zellen ergänzt. Sowie die Zellen eine freie Oberfläche erlangt haben, schnüren sie lebhaft Blasen ab.

4. Die hintere Mitteldarmhälfte zeigt während der Sekretion der Vorderpartien ruhiges Epithel mit geschlossenen Blindschläuchen. (Nach v. LENGERKEN [1921] tritt auch bei *Carabus auratus* L. das intestinale Sekret des Metamesenteron erst dann aus, wenn die Nahrung das Promesenteron passiert hat, welches danach seinerseits wieder extraintestinal sezerniert; auch die Krypten des Metamesenteron sind während der Sekretion jener des Promesenteron abgesperrt.)

5. Nach 24 Stunden hat sich die Sekretabscheidung weiter analwärts verschoben, die Blindschläuche des Mittelteils sezernieren, hingegen nicht die vordern und des hinteren Abschnitts.

6. Nach 48 Stunden resorbieren die gesamten Anfangs- und Mittelpartien, sezerniert wird nur mehr im letzten Drittel, dessen Zotten auch allein noch Stoffe in den Darm selbst entleeren.

In dem Mitteldarmepithel geht also dauernd ein **Ablösen von Ausscheidung und Aufnahme** vor sich. Die Anzahl dieser Perioden

ist verschieden. Die Erneuerung der Zellen geht dauernd und in einzelnen Teilen (permanent und partiell) vor sich, nicht total und periodisch, wie es FRENZEL (1886 an *Hydrous*, *Hydrophilus* und *Hydrobius* sowie einigen Lamellicorniern beschreibt.

2. Plasmavorgänge während der Sekretion.

Die Untersuchungen über die intraplasmatischen Sekretbildungsprozesse ergeben für die Carabiden das schon von anderen Tiergruppen her bekannte Bild.

Die Zelle bildet in ihrem Inneren einen blasigen Sekrettropfen aus, der unter steter Größenzunahme an das apicale Ende rückt. Nachdem dieser ein bestimmtes Volumen erreicht hat, löst er sich schließlich ab. Im eigentlichen Darmlumen wird dabei der Stäbchensaum meistens zerstört, während er in den Mitteldarmsäcken erhalten bleibt. In der jetzt folgenden Ruhezeit wird resorbiert. Danach bildet die Zelle erneut Sekret, um nach dessen Abscheidung zum wiederholten Male zu resorbieren. Nach mehreren derartigen Perioden erschöpft sich das Epithel, was in Schrumpfung, Verflachung und schließlicher Totalabschnürung zum Ausdruck kommt. Wie bereits erwähnt, treten daraufhin die jungen, aus den Mitteldarmsäcken nachdrängenden Zellen als Ersatz an ihre Stelle.

3. Welche Fermente werden abgeschieden?

Von großer Wichtigkeit ist schließlich die Art des Sekrets. Das Verdienst SCHLOTTKEs (1937) ist es, hier durch Untersuchungen an einer Gattung *(Carabus)* endlich eine Klärung gebracht zu haben. Danach findet sich bei *Carabus auratus* L. im Promesenteron eine kräftige Proteinase und dem Erepsin ähnliche Carboxypolypeptidasen sowie Dipeptidasen. Dagegen ist die Amylase sehr schwach. Auffallend ist im Metamesenteron das Fehlen der Proteinase bis auf Spuren; neben wenig Carboxypolypeptidase und Dipeptidasen wird dort viel Aminopeptidase gebildet. Alle Peptidasen werden daneben in starkem Maße ebenfalls in den Malpighischen Gefäßen abgesondert, während der Dünndarm (Ileum) recht erhebliche Quantitäten Aminopeptidase zur Verdauung beiträgt.

Als Hauptfermentlieferant ist demnach einzig und allein das Promesenteron anzusprechen. Ebenso auffallend wie das Fehlen jeglicher Lichenase ist die verschwindend geringe Menge Lipase und Carbohydrase im Kropf von Carabus auratus L.

Im Zusammenhang mit dem fast völligen Fehlen der Lipase ist interessant, daß dieselbe Art überhaupt kein Fett zu sich nehmen soll, und deshalb auch als reiner „Eiweißspezialist" bezeichnet wird.

Weitere Untersuchungen werden zeigen, ob es gerechtfertigt ist, für Carabiden mit abweichender Ernährung eine entsprechend andre Fermentzusammensetzung anzunehmen.

bb) Resorption.

Die Resorption ist in gewissem Sinne der Gegenspieler zur Sekretion. An ihr haben sich aus den obigen Fütterungsversuchen zwei verschiedene Resorptionsarten ergeben, nämlich „Kolloid-" und „Molekelpermeation".

Die Ergebnisse STEUDELs (1913) an *Carabus cancellatus* ILLIG. und *auratus* L. konnten an *Pterostichus niger* SCHALL. und *Calathus fuscipes* GOEZE insofern bestätigt werden, als auch dort hauptsächlich im eigentlichen Darmlumen resorbiert wird, dagegen nur in geringerem Maße auch an den Mündungen der Mitteldarmsäcke; die selten beobachtete Resorption von Eisen in den Coeca des Promesenterons (nie in denen des Metamesenterons!) fand bei den hier untersuchten Arten kein Analogon. V. LENGERKEN (1921) hat dieselben negativen Ergebnisse.

Wird aber Kongorot verfüttert, so findet sich bei *Harpalus aeneus* F. ein Schimmer davon auch in den Krypten, ein Zeichen dafür, daß der Farbstoff in Lösung gegangen ist, die Möglichkeit einer Diffusion also besteht.

c) Beziehungen der Morphologie zu den physiologischen Vorgängen.

aa) Variieren der Kryptenlänge.

In den verschiedenen physiologischen Phasen kann man Beziehungen zur morphologisch verschiedenen Ausbildung, und zunächst einmal speziell betreffs des Variierens der Kryptenlänge bei *Harpalus, Amara* und *Zabrus,* aufzeigen.

Im Hungerzustande sammeln sich bei diesen Arten die Sekretblasen in den langen Mitteldarmsäcken. Bei der Füllung des Darmes nun werden jene ausgepreßt, und durch die Dehnung öffnet sich die Krypte möglichst weit gegen das Zentrallumen. Nach Loslösung der Sekretkugeln aus den Krypten weisen die proximalen Blindschlauchpartien ein homogenes Epithel auf (*Zabrus*), das sich in nichts von dem anschließenden Epithel des eigentlichen Darmlumens unterscheidet. Durch eine weitgehende Öffnung dieser Coeca wird also eine weitere Vergrößerung der Darmoberfläche erreicht.

Bei den carnivoren Carabiden (*Carabus cancellatus* ILLIG., *C. coriaceus* L., *Pterostichus niger* SCHALL.) kommt es jedoch nicht zu einer derartig starken Ausweitung der Mitteldarmsäcke. Die Fleischfresser produzieren reichlichere Sekretmengen, dadurch findet bei ihnen indirekt eine schnellere Epithelabnutzung statt und eine raschere Regeneration

aus den Zotten. Fast immer ist bei ihnen die Kryptenmündung verschlossen, meist diese selbst mit einer langen Kette von Sekretblasen, den typischen Kryptenvakuolen, gefüllt; nach dem Austritt des Kryptensekrets schließen sich die Mitteldarmsäcke verhältnismäßig schnell. Daneben weist auch der Regenerationsherd bereits morphologische Größenunterschiede auf (s. o.).

bb) Verschiedene Größe der Mitteldarmsäcke.

Ähnlich dürften auch die kleineren und weniger zahlreichen Mitteldarmsäcke der Phytophagen eine Erklärung finden. Ihre kürzeren und weiter verstreuten Krypten (s. o.) entsprechen durchaus der abweichenden Lebensweise. Phylogenetisch könnte sich eine Wandlung dergestalt vollzogen haben, daß die ursprünglich längeren und dichter stehenden Mitteldarmsäcke ihre proximalen Abschnitte in das Zentrallumen eingegliedert haben, so eine Vergößerung der zur Resorption fähigen Epithelflächen herbeiführend. Dieser Schluß liegt ganz im Bereich der Möglichkeit, denn ein ähnlicher Vorgang läßt sich auch bei der während der Verdauung eintretenden Weitung des Kryptenhalses bei phytophagen Carbiden beobachten. Auf diese Weise rücken natürlich die sich verkürzenden Blindschläuche weiter auseinander. Das Extrem dieses Zustandes würde in dem langen Mitteldarm der coprophagen Lamellicornier erreicht, wo die weit verstreuten Coeca nur aus wenigen Zellen bestehen.

Unter Ausschaltung der Übergänge kennzeichnet die verschiedene Kryptenlänge zwei sich gegenüberstehende Typen;

a) Die **carnivoren** Laufkäfer besitzen in ihren langen Krypten, die allseitig von der Hämolymphe umspült werden, große Regenerationsherde; der Nachschub der Zellen geht sehr lebhaft vor sich, in schnellem Wechsel folgen Sekretion und Resorption.

b) Die **phytophagen** Carabiden können dagegen aus ihrer geringeren Zahl von Mitteldarmmutterzellen nicht so schnell regenerieren; die kürzeren Blindschläuche scheinen entsprechend ihrer Morphologie weniger Sekret zu produzieren. Sicher wird aber auch im Zentrallumen weniger Sekret erzeugt, da die schwächere Regeneration eine längere Lebensdauer der Darmzellen (bei minder intensiver Sekretion) wahrscheinlich macht.

cc) Verschiedene Mitteldarmtypen.

Endlich läßt sich die spezialisierte Bauweise des *Carabus*-Mesenterons ebenfalls aus der Physiologie erklären (Arbeitsteilung!)

Die verschiedene Ausbildung der beiden Abschnitte deutet darauf hin, daß das Promesenteron als Hauptfermentlieferant und alleiniger Proteinaseproduzent von der Menge der Eiweißnahrung abhängig ist. Dementsprechend weisen auch die reinsten Eiweißspezialisten, die Cychrinen, einen relativ kurzen Mitteldarm auf (Mittelwert! Tab. 1).

Vielleicht läßt sich im übrigen nur das Promesenteron mit dem Gesamtmitteldarm der übrigen Carabiden vergleichen, da ja das Metamesenteron eine durchaus untergeordnete Fermenterzeugung zeigt (kürzere Blindschläuche!).

Die hohe Differenzierung, die hier zutage tritt, legt die Vermutung nahe, daß das Metamesenteron besondere Aufgaben hat, die evtl. nicht-sekretorischen Charakter tragen. Eine Bevorzugung einzelner Partien in resorptiver Richtung hat sich indessen bisher noch nicht nachweisen lassen.

d) Unterschiede im Verhältnis der Verdauungsphasen.

Die morphologischen Abweichungen zeigen deutliche Beziehungen zu gewissen Unterschieden in den Verdauungsphasen.

Bei einer Vergrößerung der Resorptionsfläche wird wahrscheinlich weniger Sekret erzeugt in einem Mitteldarm, der nur kleine Regenerationsherde besitzt, wie es bei den Mitteldarmsäcken der Phytophagen der Fall ist.

Allerdings kann aus einem Vergleich der Darmoberflächen nur dann eine Schlußfolgerung gesichert sein, wenn die Fermentationsverhältnisse Analogien aufweisen. Hier lassen Untersuchungen betr. den Fermentspiegel phytophager Carabiden weitere Klärung erhoffen.

„Kolloidpermeation" wird übereinstimmend nur im Zentrallumen (interkryptale Zellen) beobachtet, in den Blindschläuchen selbst gehört sie zu einer großen Seltenheit, auch in den Mündungen der Zotten ist sie äußerst gering. Dagegen kann „Molekelpermeation" in den Mitteldarmsäcken von *Harpalus aeneus* F. stattfinden. Sie dürfte aber, wie die anderen Resorptionsarten auch, bei den Carnivoren keine große Bedeutung besitzen, da bei diesen die Zellen und Sekretblasen der Krypten in rascher Folge austreten.

Der hochentwickelte, zweigeteilte Mitteldarmtyp (*Carabus, Calosoma, Cychrus*) ist auf eine Arbeitsteilung zurückzuführen. Versuche ergaben indessen keine endgültige Spezifität.

Im Laufe der Stammesgeschichte müssen demnach bei den phytophagen Carabiden gegenüber den adephagen mit ihrer nährstoffreicheren Nahrung folgende Tendenzen ausgebildet worden sein (besonders in Bezug auf den Mitteldarm):

1. **Vergrößerung der Resorptionsfläche** des eigentlichen Darmlumens in der Längsrichtung und Ausweitung in radialer Richtung (siehe Abschnitt V, 7). Künftige Untersuchungen werden zeigen, ob parallel hierzu gegenüber den Carnivoren eine **abweichende Fermentzusammensetzung** zutrifft.

2. Weitere **Bevorzugung der Resorptionsphase** durch **verminderte Intensität der Sekretion** (kürzere Mitteldarmsäcke mit langsamerer Regeneration) (— wodurch indirekt wieder ein langsamerer Stoffwechsel und als Folge davon eine geringere Beweglichkeit bedingt sind —).

3. **Schnellere Zufuhr** von größeren Nahrungsmengen und **rascheres Passieren des Darms.**

(Allerdings können bei dem Vergleich der Darmlängen nur die Mittelwerte berücksichtigt werden, da die Variationsbreiten beim Umfange des Mitteldarms sich öfters überschneiden [Tab. 1 u. 2]).

3. Die Funktion der Malpighischen Gefäße während der Verdauung.

Die Tätigkeit der Malpighischen Gefäße während der Verdauung wird außerordentlich leicht unterschätzt. Ihre so verschiedenartige Morphologie kann indessen nur durch eine äußerst mannigfaltige Funktion erklärt werden.

Bei vielen Käfern gehen sie eine Verwachsung mit dem Enddarm ein, den sog. „Cryptonephridiern": Chrysomeliden (MARCUS [1930]), Tenebrioniden (v. GORKA [1914], POLL [1932]), Buprestiden (POLL [1932]; bei *Tenebrio molitor* L. sind beide Organe nur durch eine dünne Membran getrennt, die gewissen kolloidalen Substanzen ein Übertreten gestatten soll. Diese innigen Verbindungen mit dem Enddarm fehlen nun auffallenderweise den Carabiden. Ihr alleiniges Vorkommen bei Pflanzenfressern muß also mit der Nahrung zusammenhängen. Eine Erklärung scheint für die „Cryptonephridier" der Nachweis der Wasseraufnahme zu geben. Sicherlich aber wird dies nicht der einzige Grund für die morphologische Verschiedenheit sein.

Wie aus den Experimenten v. GORKAs an *Gnaptor spinimanus* PALL. (Tenebrioniden) hervorgeht, sondern nämlich „die proximalen Abschnitte der Malpighischen Gefäße auch verdauungsfördernden Saft ab, und die dem Enddarm benachbarten Teile nehmen noch schlecht bestimmte Stoffe (?) aus letzterem auf". Seine physiologischen Untersuchungen ergaben: Ein wässriger Auszug der Malpighischen Gefäße fördert die Wirkung des fett- und kohle-

hydratspaltenden Mitteldarmenzyms, verdaut sogar selbst gewisse Kohlehydrate, ist jedoch Eiweiß gegenüber wirkungslos. Fehlt dieses Ferment, so hört das Mitteldarmepithel auf, Sekret zu bilden, nur die Krypten schieben weiter Sekretmassen ins Darmlumen, fallen aber dafür als Regenerationsherde aus. Durch das Inserieren der Schläuche am Rectum lassen sich an diesem zwei Teile mit verschiedenen Aufgaben unterscheiden: der vordere Abschnitt sondert verdauungsfördernden Saft ab, während der hintere Stoffe, vor allem Wasser, aus dem Enddarm übernimmt; außerdem dient das gesamte Organ der Exkretion, wobei die Granulationen in den nicht inserierenden Teilen angehäuft werden.

Diese Ergebnisse wurden zwar durch DIRKS (1922) angezweifelt, der nach Versuchen an *Blatta* und Schmetterlingsraupen feststellen mußte, daß „die Malpighischen Gefäße kein Verdauungssekret liefern", aber SCHLOTTKE konnte sie neuerdings (1937) für die Carabinen *(Carabus)* betreffs der verdauungsfördernden Wirkung bestätigen. Er fand neben einer Aminopeptidase die intensive Abscheidung zweier, ähnlich dem Erepsin wirkender Fermente, einer Carboxypolypeptidase und einer Dipeptidase.

Die große Rolle, die demnach jenen Organen bei der Verdauung zufällt, begründet die Annahme einer starken Aktivität. Es könnte sein, daß bei Carabiden mit verschiedener Ernährung auch hier eine qualitativ wie quantitativ verschiedene Tätigkeit zu finden ist.

4. Resorption und Sekretion im Enddarm.

a) Die Verdauungstätigkeit im Dünndarm.

Die Morphologie des Dünndarms weist zwar prinzipiell keine Unterschiede auf, aber die verschiedene Länge läßt Mutmaßungen über die Bedeutung dieses Organs zu. Seine Funktion ist dabei noch sehr umstritten. Während es einerseits nur für fähig gehalten wird, die Nahrungsreste abzuleiten („funktionell bedeutungsloses Epithel"), glaubt man andrerseits, das Ileum diene in der Hauptsache der Resorption.

aa) Resorption.

Wie EIDMANN (1922) nachgewiesen hat, stellt zunächst das Chitin durchaus kein Hindernis für manche permeierenden Stoffe dar. Tatsächlich glaubte auch v. GORKA auf Grund von Zellschwellungen, bei *Carabus scheidleri* PANZ. eine Resorption annehmen zu können (bei *Necrophorus humator* F. Resorption im proximalen Ileum). STEUDEL (1913) mußte jedoch bei *Carabus auratus* L. und *cancellatus* ILL. eine Aufnahme fester Stoffe (Eisen) verneinen; wohl aber wies er sie für *Periplaneta orientalis* L. und *Melolontha vulgaris* L. nach.

Zur Klärung dieser Frage verfütterte ich Eisen (Versuchsanordnung wie vor., VI, 2) an *Pterostichus vulgaris* L., *Calathus fuscipes*

GOEZE, *Harpalus aeneus* F. und *Amara curynota* PANZ. Der Nachweis erfolgte als Berliner Blau (durch Zusatz von Ferrozyankalium und verdünnter Salzsäure).

Nirgends konnte „echte" Resorption festgestellt werden. Es hatte sich gelegentlich lediglich die Chitinschicht blau verfärbt. Die Ergebnisse kommen einer Bestätigung der STEUDELschen Resultate gleich.

Auch nach den Fütterungen mit Kongorot, das durch Säuren fixierbar ist, zeigte sich schon an frischen Präparaten ein Rotschimmer des Chitins und des darunter gelegenen Gewebes, der sich kontinuierlich zur Basis hin verlor. Die Kongorotversuche ergaben also, daß der aufgenommene Stoff in Lösung gegangen war, und infolgedessen permeieren konnte.

Zusammen mit der Blaufärbung der Chitinschicht (Eisen) kann demnach für alle genannten Arten das Diffundieren einer Lösung angenommen werden. Die Phytophagen weisen aber gegenüber den Carnivoren keinerlei Oberflächenvergrößerung auf, im Gegenteil, die Carnivoren besitzen einen bedeutend umfangreicheren Dünndarm. Man ist demnach nicht berechtigt, der Diffusion eine wesentliche Bedeutung zuzuschreiben.

bb) Sekretion.

Auf Grund der auffallenden Länge des Dünndarms der räuberischen Arten (*Cicindela*) scheint es begründet, eine Sekretion desselben anzunehmen. Den Beweis dafür lieferte SCHLOTTKE (1937) an *Carabus auratus* L. durch den Nachweis von Aminopeptidase und geringfügigen Mengen von Carboxypolypeptidase und Dipeptidase.

Es liegt hier insofern eine physiologische Zusammengehörigkeit mit dem Metamesenteron von *Carabus* vor, als bis auf die Aminopeptidase alle Fermente zum weitaus größten Teil nur im Promesenteron erzeugt werden.

Die Annahme einer Dünndarmsekretion konnte ich weiter an *Pterostichus vulgaris* L. durch folgende interessante Feststellungen erhärten:

Zwischen den homogenen, hochzylindrischen Ileumzellen finden sich während gewisser Verdauungsphasen in unregelmäßigen Abständen stark aufgetriebene, aufgehellte, ovoide Riesenzellen (Abb. 12). Es fehlt ihnen allen die in den Nebenzellen vorhandene dunkle Plasmastruktur. Der Kern befindet sich etwa in der Mitte. Bisweilen

beschränken sich diese ovalen „Blasenzellen" auf die unteren zwei Drittel der Wandschicht, wobei sie dann die übrigen Zellen derart zusammengedrückt haben, daß Plasma und Kern zwischen ihnen nach oben gepreßt erscheinen. Schließlich zeigen sich daneben auch kleinere Kugeln, bei denen es sich um Sekretblasen handeln dürfte, in der oberhalb der Kerne gelegenen Zone. Ihr Auftreten ist zwar nicht beobachtet, erscheint aber sehr wahrscheinlich angesichts des allenorts wellenförmig emporgedrückten Chitins.

b) Die Funktion der Rectalpapillen.

Selbst in Bezug auf die Rectalpapillen treten Unterschiede innerhalb der Carabidengruppe auf. Man findet eine Vergrößerung sowohl bei den hochstehenden Fleisch- als auch bei reinen Pflanzenfressern (*Zabrus*). Danach könnte angenommen werden, daß bei letzteren den trockeneren Pflanzenstoffen Wasser entzogen wird.

Zugleich erklärt sich hierdurch das Fehlen der Papillen bei Dytisciden, auch das Fehlen jeglicher Verwachsungen mit den Malpighischen Gefäßen, die allem Anschein nach diese Aufgabe übernehmen können („Cryptonephridier" ohne Rectalpapillen!). Den gleichen Grund könnte das Fehlen beider Organe bei Hygrophilen (Byrrhiden, Donaciinen, Helodiden, Dryopiden) haben.

WIGGLESWORTH (1932) gelang es, diese Ansicht an *Pterostichus vulgaris* L. experimentell zu belegen. Nach seinen Ausführungen war der vor dem Rectum noch flüssige Darminhalt beim Austritt aus dem After trocken.

Vor allem aber macht die histologische Beschaffenheit der Papillen eine Wasseraufnahme sehr wahrscheinlich. Nicht nur die im Gegensatz zu den Papillenrändern dünne Chitinmembran, deren Wasserdurchlässigkeit bewiesen ist, sowie das starke Vorwölben der Rectaldrüsen im Ganzen, sondern auch der außerordentliche Plasmareichtum der großkernigen Papillenzellen selbst, wie wir sie genau so im Dünndarm finden, deutet auf die oben genannte Funktion.

Die Annahme einer Drüsentätigkeit erscheint jedoch wenig gerechtfertigt. Die dafür sprechende Längsstreifung des Plasmas kann ja auch durch einen Stofftransport in Richtung zur Papillenbasis entstanden sein. Die für eine Sekretion typischen Sekretvakuolen sind niemals beobachtet; die oben beschriebenen kugligen Hohlräume im Stäbchensaum werden wahrscheinlich durch eindringendes Wasser ausgefüllt. Der Stäbchensaum selbst dürfte wie auch andernorts als Epithelschutz dienen.

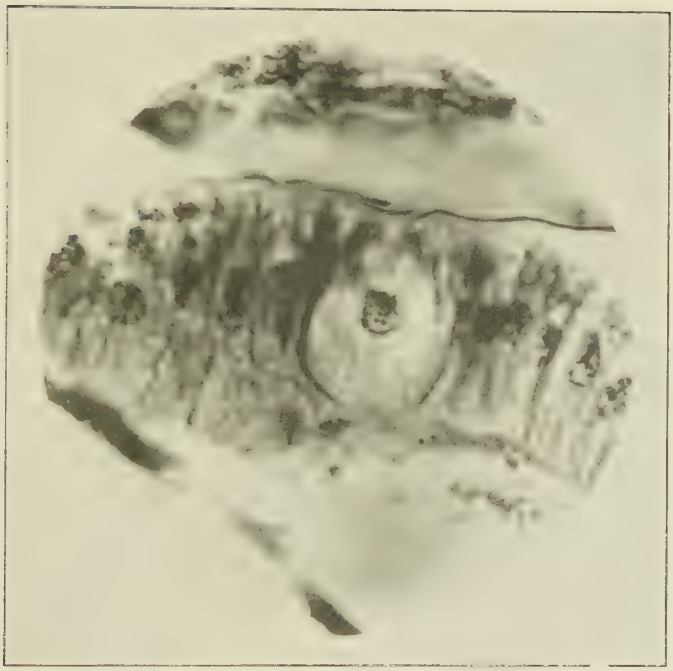

Abb. 12. **Pterostichus vulgaris L.**

Ileumepithel.

Foto des mit Hämalaun gefärbten Präparats. 480 fach vergrößert.

In der Mitte eine der sich durch ihre blasenförmige Auftreibung hervorhebenden helleren Zellen. Oben Darminhalt. Die Chitinintime teilweise abgehoben. Im oberen Zelldrittel Plasmastreifung sowie ovale kleine Blasen („Sekret") sichtbar.

Neben der Wasseraufnahme mögen freilich uns noch unbekannte Aufgaben vorhanden sein, sicherlich sind es aber untergeordnete. (Bei der Seidenspinnerraupe z. B. sollen die Rectaldrüsen den Kot aus dem After pressen.)

Nach der Morphologie und den physiologischen Untersuchungen kommen wir zu dem Ergebnis: Die Pflanzenfresser (*Zabrus*) zeigen gegenüber primitiven Carnivoren im Rectum eine gesteigerte Wasseraufnahme, während man gegenüber höherentwickelten Carnivoren auf Grund übereinstimmender Morphologie keine Abweichungen feststellen kann.

c) Beobachtungen am Analdarm.

Der morphologische Bau des letzten Darmabschnitts, des „papillenlosen" Rectums oder Analrectums kann lediglich die Annahme einer Stoffableitung rechtfertigen. Das fast plasmalose Epithel ist nach unseren Beobachtungen für verdauende Funktionen zu gering entwickelt. Die mächtigen Ringmuskelbündel ermöglichen einen festen Abschluß gegen das außerordentlich weite, meist prall gefüllte, „papillöse" Rectum.

Der aus dem After tretende Faezes ist bei *Carabus granulatus* L., also einem typisch adephagen Carabiden, eine bräunliche Flüssigkeit, dagegen bei *Pterostichus vulgaris* L. trocken und dem Pflanzenspezialisten *Zabrus tenebrioides* GOEZE meist wurstförmig und trocken bis halbfest.

Untersuchungen größeren Stils sind hierüber nicht angestellt worden, da wesentliche neue Ergebnisse hier kaum zu erwarten sind.

VII. Zusammenfassung.

1. Um die Einwirkung phylogenetischer und ökologischer Faktoren auf den Darmkanal nachzuweisen, gelangten 43 Carabidenarten (21 Gattungen) zur Untersuchung.

Es werden zunächst auf Grund der **Ernährung** die Entwicklungsrichtungen aufgezeigt, die von den primitiven Fleischfressern zu einseitigen Pflanzenfressern einerseits und hochspezialisierten Adephagen andrerseits führen.

2. Bei der **Nahrungsaufnahme** tritt uns eine intensive extraintestinale Verdauung unter den räuberischen Carabiden und Cicindelinen entgegen; indessen scheint es „Vorstufen" hierzu zu geben, wobei das stets ausgebrochene Darmsekret Veränderungen an der Nahrung hervorruft.

3. Die **Morphologie** der einzelnen Darmabschnitte weist zu dieser verschiedenen Nahrung weitgehende Anpassungen auf.

Schon in der Histologie des distalen Kropfabschnitts macht sich eine Bevorzugung der Carnivoren (Cicindelen) bemerkbar.

4. Viel ausgeprägter zeigt sich dies aber im Proventrikel, der, in vier gleichmäßig beborstete Haupt- und Nebenleisten gegliedert (Abb. 1) (primitive Räuber), entweder rückgebildet (Pflanzenfresser) oder spezialisiert (hochstehende Räuber) sein kann, wobei die Borstenintima der Hauptleisten (*Carabus*, Abb. 2a, 3) oder der Nebenleisten (*Cicindela*, Abb. 6, 7) durch eine glatte Chitinlamelle ersetzt ist. Ein abgegliederter Verschlußabschnitt kennzeichnet Nebriinen und Notiophilinen (Abb. 3c, 4, 5).

5. Am Mitteldarm fällt vor allem die verschiedene Länge der Krypten auf (Pflanzenfresser kurz, Fleischfresser lang). Ferner wird bei höherstehenden Adephagen der Vorderabschnitt in der Ausbildung bevorzugt.

6. Der vielfach untergliederte Enddarm zeigt eine Oberflächenvergrößerung in den sechs Dünndarmfalten (Abb. 10). Distal erweitert er sich zum geräumigen Rectum, für dessen Anfangsteil sechs drüsenähnliche, reich mit Tracheen versorgte Papillen kennzeichnend sind (Abb. 11).

7. Bei den **physiologischen Untersuchungen** wird die morphologische Ausbildung in Beziehung gesetzt zur Phylogenie und Ökologie. Zum Nachweis der Funktion des Mitteldarms wurden dabei Fütterungsversuche unternommen.

Es ergibt sich folgende Entwicklungsreihe:

8. Die ursprünglichsten Verhältnisse sind bei *Anthia cinctipennis* BOH. (carnivor) zu finden: muskulöser, äquisetoser Proventrikel (Abb. 2b) → Verschluß- und Reusenapparat, Nahrungszufuhr geregelt; mittellanger, einheitlicher Mitteldarm mit langen Mitteldarmsäcken → intensive Sekretion; wenig entwickelte Rectalpapillen (rund, je drei nebeneinander) → geringe Wasserresorption. Davon abweichend bei *Broscus:* kurze, aber sehr zahlreiche Mitteldarmsäcke, lang-ovale Rectalpapillen zu sechs nebeneinander.

9. Von den ursprünglichen Formen werden einerseits die Pflanzenfresser (*Zabrus*, *Harpalus*, *Amara*) abgeleitet, deren Kennzeichen

a) ein reduzierter, äquisetoser Proventrikel ist (als Verschluß- und Zufuhrorgan ohne ersichtliche Bedeutung),

b) ein langer Mitteldarm mit sehr kurzen Krypten (Tab. 2), damit Vergrößerung der Resorptionsfläche (die Krypten resorbieren nur an den Mündungszonen, ein Diffundieren von Lösungen tritt jedoch in ihnen ein!),

c) ein kurzer Dünndarm (Tab. 2), (geringe Diffusion und wahrscheinlich Sekretion),

d) mäßig (*Amara*, *Harpalus*) bis gut entwickelte (*Zabrus*) Rectalpapillen, wahrscheinlich zur Wasserresorption,

Schnellere Verdauung ist festgestellt.

10. Zwischenstufen führen andrerseits in verschiedenen Stadien der Arbeitsteilung zu den spezialisierten Carnivoren:

a) Proventrikel: umfangreiche Ringmuskulatur (Nahrungszufuhr zum Mitteldarm geregelt), Sonderung der Hauptleisten in glatte („Reibplatten") und lang beborstete („Seihhaare") Partien (*Pterostichus*, *Carabus*, *Calosoma*, Abb. 2a, 3) oder Ausbildung der Nebenleisten zu glatten „Messern" (*Cicindela*, Abb. 6, 7), auch seitliche Chitinversteifung der Hauptleisten (*Notiophilus*, *Nebria*, *Leistus*, Abb. 4, 5), schließlich scharfe Abteilung von Verschlußklappen (wie vor., Abb. 2c), so eine maximale Nahrungsausnützung herbeiführend (Durchsieben, Zerreiben und Vorwärtsbewegen der Nahrung),

b) Mitteldarm: dichtstehende, lange Mitteldarmsäcke (Abb. 8) (intensive Sekretion), Bevorzugung der vorderen Partie (*Ela-*

phrus, Nebria) bis zur restlosen Zweiteilung (*Carabus, Calosoma*) (Promesenteron wird Hauptfermentlieferant),

c) Verlängerung des Dünndarms (*Cicindela*, Tab. 2) (Sekretion!, Abb. 12),

d) Rectum: elliptische, ovale und schließlich langgestreckte Papillen, die sich parallel nebeneinander anordnen (*Cicindela*) (Wasseraufnahme).

Die verschiedenen Entwicklungsstufen lassen sich am deutlichsten in dem nachfolgenden Schema aufzeigen:

VIII. Schema der Darmentwicklung der Carabiden.

Art	Ernährgsweise	Proventrikel (s. Abb.!) Ausbildg.	Differenzierung	Typ	Mitteldarm Dimension *)	Krypten (Sekret.!)	Ileum *)	Rectalpapillen (Wasserres.!)
Zabrus tenebrioides	phytophag	reduz.	aequisetos	einheitlich	lang	klein, weniger dicht, stark variierend	kurz	langgestreckt 6 nebeneinand.
Amara eurynota	fast nur phytophag	reduz.	aequisetos	einheitlich	lang	klein, weniger dicht, stark variierend	kurz	elliptisch, die unt. i. Lück. d. ob.
Harpalus aeneus F.	fast nur phytophag	reduz.	aequisetos (Abb. 2b)	einheitlich	lang	do.	kurz	do.
Omophron limbatum	überwiegend carnivor	mäßig	aequisetos	einheitlich	kurz	sehr lang, dichtstehend	mittel	rund, je drei nebeneinander
Anthia cinctipennis	Räuber	kräftig	aequisetos (Abb. 1)	einheitlich	mittel	lang, dichtsteh.	mittel	rund, je drei nebeneinander
Broscus cephalotes	überwiegend carnivor	kräftig	aequisetos	einheitlich	mittel	klein, sehr zahlreich	mittel	langgestreckt, 6 nebeneinand.
Harpalus rufipes (Pseudoph. pub.)	überwiegend phytophag	mäßig entw.	beginn. Meißel-(Hauptleisten-)Diff. (Kegelborsten) am Proventrikeleingang	einheitlich	lang	klein, weniger dicht, stark variierend	kurz	elliptisch, die unt. i. Lück. d. oberen
Calathus fuscipes	z. großen Teil phytophag	mittel	weitere Meißeldiff. a.P. (Kegelborsten)	einheitlich	mittel	mittellang, variierend	kurz	do.
Pterostichus vulgaris	zum Teil phytophag	kräftig	fortges. Meißeldiff. a.P. (Höckerborsten)	einheitlich	mittel	lang, dichtsteh.	kurz	oval, die unt. i. Lück. d. ob. 3
Pterostichus niger	rein räuberisch	kräftig	fortges. Meißeldiff. a.P. (Chitinbuckel)	einheitlich	mittel (bis kurz)	do.	kurz	länglich, 6 neb.-einander
Carabus cancellatus (und auratus)	überwiegend carnivor	kräftig	hohe Meißeldiff. a.P. (gl. Chitinlamelle) (Abb. 2a, 3)	2 Abschn. unt'sch.	lang	lang u. kurz, sehr dicht	lang	langgestreckt, 6 nebeneinand.
Calosoma inquisitor	Raupen	kräftig	do.	do.	lang	do.	lang	do.
Sphaeroderus nitid. (Cychr.)	Schnecken	kräftig,		do.	kurz	do.	lang	do.
Notiophilus biguttatus		kräftig vorgeschalt., beborstetes Leistensystem	starke Chitinisierung im ganzen Organ einschl. d. vertieften Falten (Abb. 4) (kegelartige Borsten)	Vord'part. wenig bevorzugt	mittel	mittellang	mittel	ellipt., unt. i. Lück. zw. ob. 3
Nebria brevicollis	überwiegend carnivor	wie vorige Art	zum großen Teil glatte, keilartige Meißelintima, chitinige Stützlamelle zw. d. Muskulatur (Abb. 2c, 5)	Vord'part. stark bevorzugt	mittel	mittellg. und kurz	mittel	langoval, unt. z. T. i. Lück. zw. ob. 3
Leistus ferrug.		wie vorige Art		Vord'part. bevorzugt	mittel	mittellg. und kurz	mittel	kurzoval, unt. 3 halb zw. ob. 3
Cicindela hybrida L.	rein räuberisch	kräftig	beginn. Meißeldiff. (Kegelborsten) Nebenleisten: stark chitinisiert, messerart. zugespitzt, glatt, nur oralwärts kurz beborstet (Abb. 6 und 7).	einheitlich	kurz	sehr lang, sehr dichtstehend	lang	länglich, alle 6 nebeneinand.

*) Vergleiche dazu Tabelle 1 und 2.

IX. Tabellen.

1. Die relativen Darmlängen einiger Carabinen mit deutlich unterschiedenem Pro- und Metamesenteron[1]).

Art	End- u. Mttd. zusam.	Edd.	Mtd.	Pro- Mesenteron	Meta- Mesenteron	(Vdd.)	(insgesamt)	Anz. der Mess.
Spaerod. nitidicollis	0,925	**0,425**	**0,500**					
Carabus auratus	1,088	0,408	0,440	0,240	0,179			
		0,561	**0,527**	**0,298**	**0,229**	(0,400)	(1,488)	20
		± 0,071	0,057	0,040	0,033			
		0,654	0,653	0,384	0,307			
Car. hortensis	1,118	0,400	0,500	0,220	0,235			
		0,558	**0,560**	**0,285**	**0,275**	(0,500)	(1,618)	7
		± 0,112	0,093	0,048	0,039			
		0,667	0,720	0,440	0,320			
Car. granulat.	1,377	0,600	0,620	0,273	0,320			
		0,660	**0,717**	**0,304**	**0,413**	(0,600)	(1,977)	5
		± 0,044	0,108	0,037	0,100			
		0,762	0,952	0,381	0,571			
Car. cancellat.	1,420	0,490	0,632	0,300	0,310			
		0,660	**0,760**	**0,330**	**0,430**	(0,510)	(1,930)	4
		± 0,123	0,072	0,049	0,059			
		0,790	0,800	0,390	0,500			
Car. violaceus	1,479	0,421	0,730	0,310	0,427			
		0,627	**0,852**	**0,331**	**0,521**	(0,520)	(1,999)	7
		± 0,108	0,127	0,032	0,127			
		0,700	1,069	0,400	0,759			
Car. coriaceus	1,487	0,601	0,622	0,263	0,359			
		0,636	**0,851**	**0,296**	**0,555**	(0,684)	(2,055)	5
		± 0,050	0,128	0,026	0,132			
		0,711	0,984	0,333	0,684			
(Calos.[2]) inquis.)	1,540	0,386	0,579	0,289	0,290			
		0,579	**0,961**	**0,408**	**0,553**	(0,684)	(2,224)	
		0,789	1,342	0,526	0,861			

[1]) Die Zahlen geben das Vielfache der Körperlänge an, die jeweils oberste das Minimum der aus den Messungen gewonnenen Zahlen, darunter der Mittelwert und der mittlere Fehler, ganz unten der höchste der festgestellten Werte. Die Maße für den Vorderdarm sind wegen der Schwankungen nur bedingt heranzuziehen und deshalb eingeklammert.

[2]) Die Werte von *Calosoma inquisitor* L. erheben keinen Anspruch auf Genauigkeit, sie sind nur angeführt, um das Variieren zwischen den Extremen zu zeigen.

2. Die relativen Darmlängen einiger Carabiden mit morphologisch einheitlichem Mitteldarm.

Art	Endd. u. Mttdm. zusammen	Enddarm				Mitteldarm				(Vdd.)	(Insgesamt)	Anzahl der Messg.
		Minm.	Mittel	Mtl. Flr.	Maxm.	Minm.	Mittel	Mtl. Flr.	Maxm.			
Nebria complanata L. (nach BUGNION)	**0,830**		**0,410**	±			**0,420**	±		0,80	1,630	
Graphipterus serrator FORSKAL (BUGNION)	**0,857**		**0,524**	±			**0,333**	±		0,62	1,477	
Cicindela hybrida L.	**0,872**	0,300	**0,457**	± 0,099	0,577	0,346	**0,415**	± 0,042	0,462	0,70	1,572	8
Cicindela campestris L. (nach L. WEBER)	**0,959**		**0,417**	±			**0,542**	±		0,33	1,292	
Omophron limbatum F.	**0,880**	0,401	**0,510**	± 0,116	0,800	0,260	**0,370**	± 0,050	0,448	0,67	1,553	19
Broscus cephalotes L.	**1,043**	0,360	**0,443**	± 0,057	0,545	0,421	**0,600**	± 0,080	0,766	0,72	1,763	14
Pterostichus niger SCHALL.	**1,088**	0,460	**0,516**	± 0,060	0,600	0,500	**0,572**	± 0,057	0,660	0,65	1,738	10
Pterostichus oblongopunctatus L.	**1,119**	0,510	**0,547**	± 0,057	0,581	0,541	**0,572**	± 0,038	0,621	0,79	1,909	5
Pterostichus vulgaris L.	**1,122**	0,460	**0,504**	± 0,032	0,560	0,500	**0,618**	± 0,073	0,684	0,72	1,844	10
Nebria brevicollis L.	**1,122**	0,420	**0,511**	± 0,053	0,580	0,530	**0,611**	± 0,059	0,730	0,79	1,912	10
Harpalus rufipes DEG. (Pseudophonus pub.)	**1,262**	0,527	**0,619**	± 0,037	0,757	0,520	**0,643**	± 0,067	0,777	0,77	2,032	27
Amara plebeja GYLL.	**1,267**	0,600	**0,622**	± 0,033	0,667	0,500	**0,645**	± 0,155	0,950	0,77	2,037	7
Calathus fuscipes GOEZE	**1,277**	0,500	**0,627**	± 0,066	0,750	0,460	**0,650**	± 0,162	0,920	0,77	2,047	20
Harpalus aeneus F.	**1,311**	0,500	**0,651**	± 0,116	0,850	0,510	**0,665**	± 0,094	0,842	0,93	2,241	17
Calathus melanocephalus L.	**1,312**	0,571	**0,651**	± 0,110	0,888	0,556	**0,661**	± 0,060	0,750	0,77	2,082	13
Amara eurynota PANZ.	**1,357**	0,571	**0,659**	± 0,049	0,760	0,600	**0,698**	± 0,110	1,048	0,62	1,977	21
Harpalus tardus PANZ.	**1,365**	0,450	**0,539**	± 0,085	0,600	0,800	**0,826**	± 0,040	0,900	0,75	2,115	6
Zabrus tenebrioides GOEZE	**1,612**	0,429	**0,582**	± 0,086	0,714	0,679	**1,030**	± 0,195	1,500	0,79	2,492	15

3. Ein Vergleich der relativen Darmlängen von Carabiden und anderen Coleopteren.

Art	Edd. u. Mtd.	Edd. E	Mtd. M	Vdd.	insgesamt	überwiegend	Krypten	Nahr.	Famil.
Dytisc. marg. (RUNGIUS)	2,50	2 (Coec!)	0,50	0,67	3,30	M	lg. u. kz.	a	Dytisc.
Staphyl. olens	0,93	0.41	0.52	0,50	1,22	M	lang	a′	Staphyl.
Carab. aurat.	1.09	0.56	0.53	0.40	1,49	E	lg. u. kz.	a	Carab.
Carab. violac.	1.48	0.63	0.85	0.52	2.00	M	lg. u. kz.	a	Carab.
Calath. fuscip.	1.28	0.63	0.65	0.77	2.05	M	mittel	o	Carab.
Zabrus tenebr.	1,61	0.58	1,03	0.79	2,40	M	mt.-kz.	p	Carab.
Necroph. humator (GORKA)	5,25	4.00 (Rectaldr.)	1,25	0,60	5,40	E	mittel	s	Silphid.
Silpha obscura	3,10	2,06	1,04	0,30	3,40	E	mittel	s	Silphid. (HEYMONS & v. LENGERKEN)
Xylodr. 4punct.	2,70	1,53	1,17			E	mittel	s	Silphid.
Phosph. atrata	4,00	3,08	0.92	0,25	4,25	E	mittel	ch	Silph. (Rectaldr.!)
Ablatt. laevig.	4,80	3,02	1,78	0,20	5,00	E	mittel	ch	Silph.
Leptura cordig (POLL)	1,47	1,2	0,27	0,27	1,74	E	sehr kz.	x	Ceramb.
Prionis coriar.	1,25	1,0	0,25	0,50	1,75	E	sehr kz.	x	Ceramb.
Gnaptor spinim. (v. GORKA)	3,50	1,5	2,00	0,33	3,85	M		p	Tenebr.
Melasoma populi (L. WEBER)					2,58			p	Chrysom.

Art	Edd. u. Mtd.	Edd. E	Mtd. M	Vdd.	insgesamt	überwiegend	Krypten	Nahr.	Famil.
Galeruca tanaceti	4,50	0,90	3,60	0,40	5,00	M	sehr kz.	p	Chrysom.
Dicerca aenea (GEBHARDT)	2,15	0,90	1,25	0,70	2,85	M	mittel	p	Buprest.
Hydroph. piceus (VANGEL)	4,33	2,00	2,33	0,20	5,70	M	sehr kz.	p	Hydroph.
Oryctes nasicorn. (MINGAZZINI)	ca. 1,50	$^1/_3$ Edd.			2,79	E	sehr kz.	p	Scarab.
Geotrupes vernalis	5,45	0,45	5,00	0,33	5,78	M	extr kz.	c	Scarab.
Geotrupes stercoral. (MINGAZZINI)					9,62	M	extr kz.	c	Scarab.
Cetonia aurata (MINGAZZINI)	ca. $^1/_2$ Mtd.	1,5			5,80	M	extr kz.	c	Scarab.
Phanaeus vindex (BECTON)	7,35	0,60	6,75	0,35	7,70	M	sehr kz.	c	Scarab.
Scarab. lacticollis (MINGAZZ.)	$^1/_6$ Mtd. [1]				13,33	M	extr. kz.	c	Scarab.

[1]) Wert gilt für *Scarabaeus semipunctatus* (MINGAZZINI) a adephag, a' überwiegend adephag, c coprophag, ch Schneckenspez., o zum großen Teil phytophag, p phytophag, s saprophag, x xylophag.

X. Literaturverzeichnis.

W. ANKEL. Ein *Carabus* als Blütenbesucher. Ztschr. f. wiss. Insektenbiologie, 12, 1916, S. 213.

E. M. BECTON jr. The alimentary tract of *Phanaeus vindex* MACL. (Scarab.). Ohio J. Sci. 30, Columbus 1930, S. 315—323.

H. A. BESS. The alimentary canal of *Calosoma sycophanta* L. Ohio J. Sci. 35, Columbus 1935, S. 54—64.

W. BIEDERMANN. Physiologie der Verdauung. I. Larve von *Tenebrio molitor*. Arch. Phys. Pflüger 72, 1898, S. 105—162.

Ders. Physiologie des Stoffwechsels in WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie, Jena 1921, Teil II, 1, S. 726—902.

C. R. BOETTGER. *Carabus morbillosus* FABR. und *Otala tigri* GERV., eine Anpassungsstudie. Abh. d. Senckenb. naturf. Ges. 37, 1921, S. 319—326.

Ders. Die Abwehr der Landschnecken gegen Käfer. Natur u. Volk 64, 1934, S. 380—384 und Sitzgsber. d. Ges. naturf. Freunde, Berlin 1935, S. 93-101.

L. BORDAS. L'intestin terminal et les glandes rectales de quelques carabides *(Procrustes)*. C. R. Acad. Sci. 158 II, 1914, S. 1930—1931.

E. BUGNION. Les organes buccaux de la Nébrie *(Nebria complanata* L.*)* avec la description de l'arc pharyngé de cet insecte. Bull. Ann. Soc. ent. Belg. 70, Brüssel 1930, S. 115—146.

Ders. *Graphipterus serrator* FORSKÅL. Biologie, anatomie, physiologie. Bull. Soc. ent. Egypte, Kairo 1933, S. 28—63.

Ders.. La *Leptura cordigera*. Biologie, anatomie, physiologie. Mém. Soc. vand. Sci. nat. 4, Lausanne 1933, S. 329—364.

CZECH. Laufkäfer als Schädlinge im Walde. Ztrbl. f. d. ges. Forstwissenschaft 4, 1878, S. 371.

P. DEEGENER. Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*. Ztschr. f. wiss. Zool. 68, 1900, S. 113—168.

Ders. Anmerkung zum Bau der Regenerationskrypten des Mitteldarms von *Hydrophilus*. Zool. Anz. 25, 1902, S. 273—275.

Ders. Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose. I. *Cybister roeseli* CURTIS. Zool. Jb. 20, Abt. f. Morph., 1904, S. 499—676.

Ders. Beiträge zur Kenntnis der Darmsekretion II. *Macrodytes (Dytiscus) circumcinctus* AHR. Arch. f. Ntgsch. 76, 1910, S. 27—43.

Ders. Der Darmtractus und seine Anhänge i. C. SCHRÖDERs Handbuch für Entomologie I, Jena, 1913, 1929, S. 234—308.

G. DEPOLI. Carabidi fitofagi. Ztschr. wiss. Insektenbiol. 8, Berlin 1912, S. 294—295.

F. DIERCKX. Étude comparée des glandes pygidiennes chez les Carabides et les Dytiscides avec quelques remarques sur le classement des Carabides. La Cellule 16, 1899, S. 61—176.

E. DIRKS. Liefern die Malpighischen Gefäße Verdauungssekrete? (Fermentstudien an Insekten). Arch. f. Ntgsch. 88 A, 4, 1922, S. 161—220.

L. DUFOUR. Recherches anatomiques sur les Carabiques. Ann. Soc. Nat. 2, 1824, S. 462—482.

K. ECKSTEIN. Beiträge zur genaueren Kenntnis einiger Nadelholzschädlinge. Ztschr. f. Forst- u. Jagdwesen 1904, S. 355—366.
H. EIDMANN. Die Durchlässigkeit des Chitins bei osmotischen Vorgängen. Biol. Ztrbl. 42, 1922, S. 429—434.
K. ESCHERICH. Die Forstinsekten Mitteleuropas II. Berlin, 1923. S. 39—47.
J. FRENZEL. Einiges über den Mitteldarm der Insekten sowie über Epithelregeneration. Arch. f. mikrosk. Anat. 26, 1886, S. 229—306.
A. v. GEBHARDT. Vergleichende Daten zur anatomischen Struktur des Darmkanals von *Dicerca aenea* L. (Bupr.). Bull. Soc. Sci. nat. Maroc 12, Rabat 1932, S. 54—65.
S. GORKA. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Verdauungsapparates der Coleopteren. Allg. Ztschr. f. Ent. 6, 1901, S. 339—341.
A. GORKA. Experimentelle und morphologische Beiträge zur Physiologie der Malpighischen Gefäße der Käfer. Zool. Jb. Abt. f. allg. Zool. u. Phys. 34, 3, 1914, S. 233—338.
K. G. GRELL. Der Darmtraktus von *Panorpa communis* L. und seine Anhänge bei Larve und Imago. Zool. Jb. 64, 1938, S. 1—86.
R. HEYMONS, H. v. LENGERKEN & M. BAYER. Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. 1. *Silpha obscura* L. Z. f. Morph. u. Ökol. d. T. 6, Berlin 1926, S. 287—332.
Dies. 2. *Phosphuga atrata* L. Das. 9, 1927, S. 271—312.
Dies. 3. *Xylodrepa quadripunctata* L. Das. 10, 1928, S. 336—352.
Dies. 4. *Blitophaga opaca* L. Das. 14, 1929, S. 234—260.
Dies. 5. *Silpha tyrolensis* LAICH. Das. 17, 1930, S. 262—274.
Dies. 6. *Blitophaga undata* MÜLL. Das. 18, 1930, S. 170—188.
R. HEYMONS & H. v. LENGERKEN. Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini. 7. *Oeceoptoma thoracica* L. Das. 20, 1931, S. 691—706.
Dies. 8. *Ablattaria laevigata* F. Das. 24, 1932, S. 259—79.
Dies. 9. *Silpha carinata* L. Das. 25, 1932, S. 534—548.
Dies. 10. *Silpha tristis* ILLIG. Das. 28, 1934, S. 469—479.
G. C. HIRSCH. Der Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen. Biol. Ztrbl. 38, 1918, S. 41—100.
Ders. Probleme der intraplasmatischen Verdauung. Ihre Beziehungen zur Resorption, Diffusion, Nahrungsaufnahme, Darmbau und Nahrungswahl bei den Metazoen. Z. f. vgl. Phys. 3, 1926, S. 183—208.
H. JORDAN. Über extraintestinale Verdauung im allgemeinen und bei *Carabus auratus* im besonderen. Biol. Ztrbl. 30, 1910, S. 85—96.
Ders. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere I. Jena 1913, S. 488—668.
E. KORSCHELT. Bearbeitungen einheimischer Tiere. Erste Monographie: der Gelbrand *Dytiscus marginalis* L. Leipzig 1924, S. 39—145.
J. KRUMBIEGEL. Physiologische Untersuchungen über Art- und Rassenbildung. Zool. Jb. Syst., Ök. u. Geogr. 63, 1932, S. 183—280.
Ders. Morphologische Untersuchungen über Rassenbildung, ein Beitrag zum Problem der Artbildung und der geographischen Variation. Das. 68, 1936, S. 105—178.
Ders. Sinnesphysiologische Untersuchungen an geographischen Rassen. Das. 68, 1936, S. 179—204.
Ders. Untersuchungen über gleichsinnige geographische Variation. Z. Jb. 68, 1936, S. 481—516.
W. KÜKENTHAL. Handbuch der Zoologie IV; Berlin u. Leipzig 1926/30, Insecta 2, S. 1134—1150.
H. v. LENGERKEN. Zur Biologie von *Cicindela maritima* LATR. und *Cicindela hybrida* L. Dtsch. Ent. Ztschr. 1916, S. 565—575.
Ders. *Carabus auratus* L. und seine Larve. Arch. f. Ntgsch. 1921, Heft 3, S. 31—113.

Ders. Abschnitt „Coleoptera" in SCHULZEs Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin 1922, S. 220—52 u. 332—336.
Ders. Extraintestinale Verdauung. Biol. Ztrbl. 44, 1924, S. 273—295.
Ders. Lebenserscheinungen der Käfer. Leipzig 1928.
Ders. Käfer auf der Schneckenjagd. Natur und Volk 64, 1934, S. 375—379.
Ders. Studien über die Lebenserscheinungen der Silphini 11.—13. *Thanatophilus sinuatus* F., *rugosus* L. und *dispar* HBST. Z. f. Morph. Ö. d. T. 33, 1938, S. 654—666.
Ders. Beziehungen zwischen der Ernährungsweise und der Gestaltung der Mandibeln bei den Larven der Silphini (Coleopt.). Zool. Anz. 122, 1938, S. 171—175.
B. A. MARCUS. Untersuchungen über die Malpighischen Gefäße bei Käfern. Z. Morph. u. Ökol. d. Tiere 19, Berlin 1930, S. 609—677.
P. MINGAZZINI. Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi (Insetti perfetti). Mitt. d. Zool. Stat. Neapel 9, Berlin 1889, S. 226 bis 304.
M. PAULY. Die Mundwerkzeuge der Caraboidea. Arch. f. Ntgsch. 81, 1915, Abt. A, Heft 2, S. 1—102.
A. PETRUNKEWITSCH. Die Verdauungsorgane von *Periplaneta orientalis* und *Blatta germanica*. Zool. Jb. Abt. Anat. 13, 1900, S. 171—190.
M. POLL. Contribution à l'étude des tubes de Malpighi des coléoptères. Leur utilité en phylogénèse. Rec. Inst. zool. Torl.-Rouss. 4, Brüssel 1932, S. 47—80.
W. RAMME. Bedeutung des Proventrikulus bei Coleopteren und Orthopteren. Zool. Jb. Abt. Anat. 35, 1913, S. 419—56.
L. REH. Abschnitt „Tierische Schädlinge" in SORAUERs Handbuch der Pflanzenkrankheiten III, Berlin 1913, S. 461—466.
E. REITTER. Fauna germanica einschl. Nachtrag von A. HORION (1936). Stuttgart 1908, 1916.
C. RENGEL. Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus, Hydrous* und *Hydrobius*. Ztschr. f. wiss. Zool. 63, 1898, S. 440—455.
H. RUNGIUS. Der Darmkanal von *Dytiscus marginalis* L. Ztschr. f. wiss. Zool. 98, 1911, S. 179—287. Siehe auch Abschnitt „Der Darmkanal des Käfers und der Larve" in der Dytiscusmonographie von KORSCHELT, S. 42—145.
Ders. Über die physiologische Bedeutung des Kaumagens von *Dytiscus marginalis*. L. Zool. Anz. 38, 1911, S. 442/446.
J. H. SCHAEFER. The alimentary canal of *Sphaeroderus nitidicollis* CHEV. var. Schaumi CHD. Ohio J. Sci. 31, Columbus 1931, S. 406—415.
E. SCHINDLER. Beiträge zur Kenntnis der Malpighischen Gefäße der Insekten. Ztschr. f. wiss. Zool. 30, 1878, S. 587—660.
E. SCHLOTTKE. Untersuchungen über die Verdauungsfermente. I. Die Verteilung der Fermente im Darmkanal von fleischfressenden Carabiden und die Veränderungen ihrer Konzentration während der Verdauung. Ztschr. f. vgld. Phys. 24, 1937, S. 210—47.
C. SCHLÜTER. Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Vorderdarms der Insekten. Ztschr. f. allg. Phys. 13, 1912, S. 155—200.
W. SEDLACZEK. Über den Darmkanal der Scolytiden. Ztrbl. f. d. ges. Forstwissenschaft 28, 1902, S. 241—263.
H. J. STAMMER. Bau und Bedeutung der Malpighischen Gefäße der Coleopteren. Z. f. Morph. u. Ökol. d. T. 29, Berlin 1934, S. 196—217.
A. STEUDEL. Absorption und Sekretion im Darm von Insekten. Zool. Jb. Abt. Phys. 33, 1913, S. 165—224.

H. THIEL. Vergleichende Untersuchungen an den Vormägen von Käfern. Z. f. wiss. Zool. 147, 1936, S. 395—432.
V. TONKOV. Rectaldrüsen bei Insekten. Z. f. Morph. u. Ökol. d. T. 4, Berlin 1925, S. 416—429.
E. VANGEL. Beiträge zur Anatomie, Histologie und Physiologie des Verdauungsapparates des Wasserkäfers *(Hydrophilus piceus)*. Természetajzi Füzetek 10, Budapest 1896, S. 190—208.
H. WEBER. Lehrbuch der Entomologie, Abschnitt Ernährungsorgane (B), S. 380—420. Jena 1933.
L. WEBER. Lebenserscheinungen der Käfer. Ent. Blätter 1916, S. 211—236.
E. WEIL. Vergleichend-morphologische Untersuchungen am Darmkanal einiger Apiden und Vespiden. Z. Morph. Ökol. 30, 1935, S. 438—478.
E. WERNER. Zoologische Miscellen (die relative Darmlänge bei insekten- und pflanzenfressenden Orthopteren). Biol. Ztrbl. 14, 1894, S. 116—119.
F. B. WHITTINGTON. The alimentary canal of *Harpalus pennsylvanicus* DEJ. Ohio J. Sci. 35, Columbus 1935, S. 131—138.
V. B. WIGGLESWORTH. The formation of the Peritrophic Membrane in Insects, with special reference to the Larvae of Mosquitoes. Quat. J. of Microscop. Sci. 292, London 1930, S. 593—616.
Ders. On the function of the so-called ‚Rectal Glands' of Insects. Quat. J. of Microsc. Sci. 297, 75, London 1932, S. 131—150.

XI. Verzeichnis der Abbildungen.

1. **Anthia cinctipennis BOH.** Proventrikel.
2. 3 verschiedene Proventrikeltypen der Carabiden.
3. **Carabus cancellatus ILL.** Proventrikel, Eingangspartie.
4. **Notiophilus biguttatus F.** Proventrikel, Hauptabschnitt.
5. **Nebria brevicollis F.** Proventrikel, Hauptpartie.
6. **Cicindela hybrida L.** Proventrikel, hintere Mittelpartie.
7. **Cicindela hybrida L.** „Messer", Mittelpartie.
8. **Calathus fuscipes GOEZE.** Mitteldarmkrypte.
9. **Carabus coriaceus L.** Valvula pylorica.
10. **Harpalus aeneus F.** Dünndarm.
11. **Harpalus aeneus F.** Einzelne Rectalpapille.
12. **Pterostichus vulgaris L.** Dünndarmepithel mit „Blasenzellen".